Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland)

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel von

Burkart Engesser

aus Basel

1971

Lüdin AG, Liestal, 1972

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546022_0004

Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland)

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel von

Burkart Engesser

aus Basel

Lüdin AG, Liestal, 1972

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren

Professor Dr. W. Stingelin
Ehrendozent Dr. Joh. Hürzeler

Basel, den 18. Mai 1971

Prof. Dr. H. P. Laubscher
Dekan

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Seperatabdruck aus:
Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland, Band 28, 1972

Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland)

Burkart Engesser

VORWORT

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Dr. Joh. Hürzeler. Ihm, meinem Lehrer, der mich in die Säugetierpaläontologie eingeführt hat, gilt vor allem mein Dank. Für das grosse Interesse, das er dieser Arbeit entgegenbrachte, die vielen Ratschläge und Hinweise, bin ich ihm zu grossem Dank verpflichtet. Ausserordentlich dankbar bin ich Herrn Dr. W. A. Mohler, Gelterkinden, für seine Hilfe bei der Organisation der Feldarbeit, der Aufnahme eines geologischen Profils sowie für seine zahlreichen, vor allem die Geologie und die Geschichte des Fundortes betreffenden Ratschläge.

Der Freiwilligen Akademischen Gesellschaft Basel und Herrn Dr. h. c. F. E. Werenfels-Graf, Arlesheim, bin ich für die Gewährung eines zweijährigen Stipendiums zu grossem Dank verpflichtet.

Während meines Aufenthaltes in München wurde ich im Institut von Herrn Prof. Dr. R. Dehm sehr gastfreundlich aufgenommen. Ihm möchte ich an dieser Stelle herzlich danken sowie meinen Kollegen, Herrn Dr. V. Fahlbusch, Herrn Dr. O. Fejfar und Herrn P. Mein, die mir in München bzw. in Lyon sehr viel geholfen, mir wichtige Vergleichsstücke ausgeliehen haben und mir im Briefwechsel manchen wertvollen Hinweis zukommen liessen.

Herr Prof. Dr. A. Portmann und Herr Prof. Dr. W. Stingelin haben mir gestattet, als Dissertation ein säugetierpaläontologisches Thema zu bearbeiten, wofür ich ihnen sehr dankbar bin.

Herrn Prof. Dr. H. Zoller und meinem Freund cand. phil. Hans-Jörg Müller verdanke ich den leider negativen Versuch einer Pollenanalyse an einigen Schichtproben.

Grosses Interesse an meiner Arbeit zeigten Herr Prof. Dr. H. Tobien, Mainz, Herr Prof. Dr. L. Hottinger, Basel, Herr Prof. Dr. H. Schaub, Basel, Herr Dr. H. G. Kugler, Basel, Herr Prof. Dr. G. Haas, Jerusalem, Herr Dr. H. Schaefer, Basel, und Herr B. Sigé, Paris. Diese Herren diskutierten mit mir manche der zahlreichen Probleme, welche die Anwiler Fauna stellt.

Mein Onkel Otto M. Müller, Grafiker, hat mich, was die Anfertigung und Reproduktion der Abbildungen betrifft, vorzüglich beraten.

Zu grossem Dank verpflichtet bin ich auch den Mitarbeitern vom Naturhistorischen Museum, besonders Herrn R. Suter für seine Anleitungen in photographischen Belangen, den Herren A. Schenker, D. Oppliger, H. R. Argast und A. Leisinger, die sich aktiv an der Ausgrabung beteiligten; ausserdem meinem jungen Freund Willy Mohler, Gelterkinden, der mit grosser Begeisterung seine Ferien für die Grabung zur Verfügung stellte, Herrn Heinrich Schaffner, Anwil, auf dessen Land wir graben durften, und der Familie Erhard Schaffner-Wendlandt, Anwil, die an unserer Arbeit grosses Interesse zeigte – die Söhne Beat und Martin haben manches wertvolle Fossil gefunden – und die Feldarbeit durch mancherlei Hilfe erleichterte.

Die grossen Mengen des gewaschenen Materials wurden von Fräulein H. Pouget und Herrn A. Schenker gewissenhaft ausgelesen. Fräulein H. Pouget, Frau Esther Iseli und meiner Mutter verdanke ich die Reinschrift des Manuskripts. Meinem Freund Elmar Heizmann, mit dem ich die meisten Probleme dieser Arbeit diskutieren konnte, und meinem Bruder Urs bin ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts dankbar.

Ihnen allen, die dieser Arbeit Interesse entgegenbrachten und mitgeholfen haben, sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

EINLEITUNG

A) HISTORISCHES

Die Anwiler Süsswasserkalke fanden bereits 1821 in PETER MERIANS Beiträgen zur Geognosie (Band 1) ihre erste Erwähnung. Dieser Autor wies auch schon auf die zahlreichen Gastropodenreste (Helixarten, Lymneen, Planorben) und auf die Kohlevorkommen in den grauen Mergeln hin. AMANZ GRESSLY, einem der ersten Geologen, die den Jura systematisch erforschten, waren die Anwiler Süsswasserablagerungen ebenfalls bekannt, wie von ihm gesammelte Fossilien im Kantonsmuseum Liestal beweisen. Die ersten Säugetierreste wurden 1898 von Dr. F. LEUTHARDT, Lehrer in Liestal, in der Kalkgrube unmittelbar östlich vom Hof Birch, bereits auf Gebiet der Gemeinde Kienberg (SO), gefunden[1]. Anfangs dieses Jahrhunderts hat der Museumsdiener JOH. STUBER mehrere Male (1906, 1911) für das Basler Museum an der Böschung der Strasse nach Kienberg, beim Dorfausgang, geschürft. Die Ausbeute dieser kleinen Grabungen publizierte H. G. STEHLIN 1914 in seiner «Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation» in Form einer Faunenliste. Auf Grund der Säugetierreste nahm er ein obervindobones Alter der Ablagerungen an. Die Liste umfasste damals folgende 14 Formen:

Molosside gen. et spec. n. (= *Nyctinomus helveticus* REVILLIOD)
Metacordylodon schlosseri ANDREAE
Proscapanus spec.
Sciurus bredai MYR. ?
Sciuropterus gibberosus HOFM. (= *Miopetaurista albanensis* MAJOR)
Steneofiber minutus MYR.
Cricetodon rhodanicum DEPÉRET (= *C.hagni*)
Cricetodon spec. nova (= *Megacricetodon gregarius* SCHAUB)
Titanomys fontannesi DEPÉRET
Prolagus oeningensis KÖNIG
Suide gen. et spec. indet.
Dicroceros furcatus HENSEL ?
Micromeryx flourensianus LARTET ?
Rhinoceros spec. indeterm.

In seiner Monographie der fossilen Chiropteren hat 1920 P. REVILLIOD den Molossiden STEHLINS unter dem Namen *Nyctinomus helveticus* be-

[1] Im Fundortarchiv von Herrn Dr. HÜRZELER figuriert diese Fundstelle unter der Nummer CH/1069/2, die Stelle der spätern Grabung in Anwil unter CH/1069/3.

schrieben. In den folgenden Jahren hat sich der Basler Molluskenkenner E. Baumberger mit den Gastropodenresten von Anwil beschäftigt. Er unterschied (1927) neun Formen von Land- und Wasserschnecken und kam zum Schluss, dass die Anwiler Süsswasserablagerungen nach ihrer Gastropodenfauna den Silvanaschichten des Schwäbischen Juras entsprechen. Eine erste kurze Beschreibung der damals bekannten Anwiler Säugerfauna gab Hürzeler 1939 in seiner Arbeit «Säugetierfaunulae aus dem obern Vindobonien der Nordwest-Schweiz». Diese Faunenliste enthielt 18 Säugetierformen:

Nyctinomus helveticus Revilliod
Galerix an Pseudogalerix
Metacordylodon schlosseri Andreae
Proscapanus spec.
Carnivor (? *Trochotherium*)
Sciuropterus cf. gibberosus Hofmann
Sciuromorphe II (Grösse *Sciurus bredai* Myr.)
Steneofiber minutus Myr.
Cricetodon sansaniense Lartet
Cricetodon gregarium Schaub
Rodentia simplicidentata indeterminata
Lagopsis verus Hensel
? *Prolagus oeningensis* Myr.
Titanomys fontannesi Depéret
Suide
Cervide I
Cervide II (? *Micromeryx*)
Rhinoceros spec. indet.

In seiner Arbeit über die *Dimylidae* (1944) hat Hürzeler die sehr schönen Unterkieferreste von *Metacordylodon schlosseri* aus Anwil eingehend beschrieben.

Während mehr als 50 Jahren (seit 1914) waren in Anwil keine neuen Funde gemacht worden, und die genaue Lage der Fundstelle war nicht mehr bekannt. Als im Sommer 1965 am Dorfausgang das Haus der Familie Erhard Schaffner-Wendlandt gebaut wurde, entdeckte Herr Dr. E. Roost, Tierarzt von Gelterkinden, auf dem Aushub Säugetierreste. Herr Dr. W. A. Mohler, Gelterkinden, fand darauf drei zusammengehörige obere Molaren von *Conohyus simorrensis* und benachrichtigte das Naturhistorische Museum Basel. Leider war es nicht möglich, die Bauarbeiten einzustellen. Als wir uns der Fundstelle annehmen konnten, standen die Fundamente des Hauses schon, so dass wir uns mit

dem Absuchen des ausgehobenen Materials begnügen mussten. Immerhin ergab sich eine Ausbeute von etwa 500 Säugetierresten, vorwiegend Einzelzähne, die durch Ausschlämmen der Mergel gewonnen worden waren. Nachforschungen unter der Bevölkerung von Anwil liessen schliesslich in Herrn Joh. Schaffner-Schaffner (Haus Nr. 38) einen Mann finden, der sich noch an die Stelle erinnerte, an der anfangs des Jahrhunderts gegraben worden war.

Zwischen dieser alten Fundstelle und dem Haus, unter dessen Fundamenten 1965 die reichen Funde gemacht worden waren, wurde vom Frühsommer bis Spätherbst 1968 eine grössere Grabung durchgeführt, deren Ausbeute alle Erwartungen übertraf und den Hauptteil des Materials für die vorliegende Bearbeitung geliefert hat.

B) TECHNISCHES

1. Gewinnung des Materials

Bei der Ausgrabung von 1968 wurden die Säugetierreste auf folgende Weise gewonnen: Zunächst hob ein Bagger zwischen der Stelle, wo anfangs des Jahrhunderts gegraben worden war, und dem Haus, unter dem 1965 Säugetierreste gefunden worden waren, zwei senkrecht zueinander stehende, 10 m lange Gräben aus. An ihrer tiefsten Stelle waren diese Gräben etwa 2,50 Meter tief. Von diesen aus wurde im Laufe des Sommers und Herbstes 1968 eine Fläche von 10×10 m von Hand abgegraben. Die fossilreichsten Schichten (hauptsächlich Horizont 5 und der obere Teil von Horizont 6, vgl. Detailprofil im Anhang) wurden fast in ihrer Gesamtheit (gegen 10 Tonnen Rohmaterial) abgebaut, getrocknet und ins Naturhistorische Museum Basel gebracht. Dort wurde das Material geschlämmt und ausgelesen. Das gesamte Fundgut ist im Naturhistorischen Museum deponiert. Eine kleine Belegsammlung wird dem Kantonsmuseum Liestal übergeben.

2. Menge des bearbeiteten Materials

Das gesamte Fundmaterial von Anwil beläuft sich bis heute auf mehr als 6500 bestimmbare Einzelreste. Der weitaus grösste Teil des Materials stammt von der Ausgrabung von 1968. Ungefähr 500 Einzelzähne konnten 1965 gewonnen werden. Die Ausbeute der früheren Grabungen (1906, 1911) umfasst nicht ganz 100 Säugetierreste.

3. Methodisches

Die Fülle des Materials brachte es mit sich, dass nicht auf sämtliche systematischen Gruppen gleich intensiv eingegangen werden konnte.

Auf Formen, die interessante Ergebnisse in systematischer oder stratigraphischer Hinsicht versprachen, wurde bei der Bearbeitung mehr Gewicht gelegt als auf bereits ausreichend bekannte oder nur schlecht belegte Gruppen.

Die Bearbeitung erfolgte in erster Linie unter vergleichend-anatomischen, systematischen und evolutionsgeschichtlichen Gesichtspunkten. Auf die geologischen Verhältnisse der Fundstelle wurde nur soweit eingegangen, als für das Verständnis der Säugetierfauna notwendig ist (vgl. Abschnitt «Die geologische Situation»).

4. Messungen der Stücke

Grössere Stücke wurden mit einer Nonius-Schublehre gemessen, kleinere mit einem Messokular Marke Wild. Bei Einzelzähnen wurde, wenn nichts anderes angegeben, immer die grösste Länge und Breite der Krone gemessen, wobei darauf geachtet wurde, dass die Breitenmasse genau senkrecht zu den Längenmassen genommen wurden.

5. Zu den Abbildungen

Sämtliche Zeichnungen wurden vom Autor angefertigt, die der kleineren Stücke mit einem M-5-Zeichentubus Marke Wild. Alle Zähne wurden, um Vergleiche zu erleichtern, als linke abgebildet, d. h. in Fällen, wo nur Exemplare der rechten Kieferhälfte zur Verfügung standen, wurden diese spiegelbildlich gezeichnet (Anmerkung bei solchen Stücken: invers).

6. Benennung der Prämolaren

Entgegen der Tradition des Naturhistorischen Museums Basel (Rütimeyer, Stehlin, Helbing, Schaub, Hürzeler) wurden die Prämolaren wie heute allgemein gebräuchlich von vorn nach hinten gezählt, so dass der vorderste als P_1, der hinterste als P_4 bezeichnet wird.

7. Numerierung der abgebildeten Stücke

Sofern nichts anderes angegeben, beziehen sich die Nummern aller erwähnten und abgebildeten Stücke auf Originale in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel.

C) DIE TOPOGRAPHISCHE LAGE DER FUNDSTELLE

Das Dorf Anwil befindet sich im Baselbieter Jura, auf einem Hochplateau zwischen Gelterkinden (Baselland) und Frick (Aargau), in einer Höhe von ziemlich genau 600 Meter ü. M. Die Grabungsstelle von 1968,

die Hauptfundstelle, liegt am östlichen Dorfausgang, unmittelbar neben der Kantonsstrasse nach Kienberg (Solothurn). Im Fundortarchiv von Herrn Dr. HÜRZELER figuriert die Fundstelle unter der Nummer CH 1069/3. Auf der topographischen Landeskarte 1:25 000, Blatt 1069 Frick, hat die Fundstelle die Koordinaten 638050/255780.

I. SYSTEMATISCHER TEIL

ORDNUNG INSECTIVORA Bodwich 1821

FAMILIE ERINACEIDAE Bonaparte 1838

Die Familie der Erinaceiden ist in Anwil durch zwei Gattungen mit je einer Art vertreten, die beide zur Unterfamilie der *Gymnurinae* Gill 1872 gehören. Auffällig ist das Fehlen von Vertretern der Unterfamilie der *Erinaceinae* Gill 1872, die an anderen Fundstellen des Miozäns, etwa Vieux Collonges, Sansan, La Grive, Vermes, nachgewiesen sind. Dieses Fehlen der eigentlichen Igel in Anwil hat möglicherweise ökologische Gründe. Meiden doch auch die heutigen Vertreter der *Erinaceinae* sehr feuchte Gebiete, während die rezenten *Gymnurinae* in den Sumpfwäldern Südostasiens leben, einem ausgesprochen feuchten Biotop also, wie wir es etwa für das Obermiozän in Anwil annehmen können.

UNTERFAMILIE GYMNURINAE Gill 1872

GALERIX SOCIALIS (Hermann v. Meyer 1865)

Parasorex socialis H. v. Meyer 1865
Galerix exilis Blainville 1840 (partim)

Material: Mand. dext. I, P_1–P_2
Max. sin. P_3–M_1
24 Einzelzähne
7 Fragmente

Masse	inf.	sup.
M_1	2,72 × 1,88	2,82 × 3,25
		etwa 2,58 × 3,25
M_2	2,54 × 1,88	2,12 × 2,76
		2,08 × 2,80
		2,18 × 2,88
M_3	2,08 × 1,38	1,28 × 2,00
		1,24 × 1,88
		1,30 × 2,08
		1,22 × 1,88

An den meisten Säugetierfundstellen des mittleren und oberen Miozäns tritt als häufigster Insektenfresser ein kleiner Erinaceide auf, der allgemein unter dem Namen «*Galerix exilis*» bekannt ist. Blainville hat

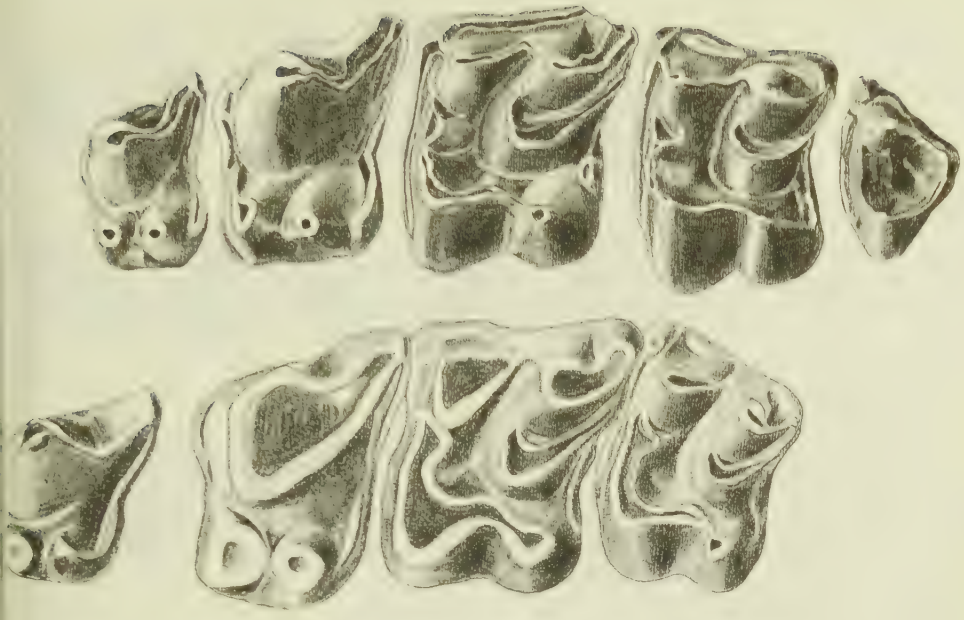


Abb. 1 *Galerix socialis* (H. von Meyer).
a von Anwil, P_3–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt), P_3: Al. 133, P_4: Al. 134, M_1: Al. 135, M_2: Al. 136, M_3: Al. 137
b von La Grive, P_3–M_2 sup. sin., P_3: G. A. 6993, P_4–M_2: G. A. 6994 12:1

1840 in seiner Osteographie als erster eine Art von Sansan unter dem Namen «*Viverra exilis*» aufgeführt. In der Folge wurden von anderen Fundstellen z. T. unter verschiedenen Namen Formen beschrieben, die später als mit der Form von Sansan identisch erklärt wurden. Stehlin hat wahrscheinlich als erster erkannt, dass unter den Resten von La Grive zwei verschiedene Typen zu unterscheiden sind. 1929 hat Gaillard dem Rechnung getragen, indem er die beiden Formen gattungsmässig trennte und die grössere als *Pseudogalerix stehlini* neu beschrieb.

Bei Vergleichen des Anwiler *Galerix* mit der Typusform von Sansan sind mir nun bedeutende Unterschiede aufgefallen, worauf ich die letztere mit *Galerix* und *Pseudogalerix* von La Grive verglich. Dabei stellte ich fest, dass die Form von Sansan mit *Pseudogalerix* grössere Übereinstimmung zeigt als mit *Galerix*. Ich bin deshalb zur Ansicht gelangt, dass *Pseudogalerix stehlini* von La Grive mit *Galerix exilis* von Sansan in die

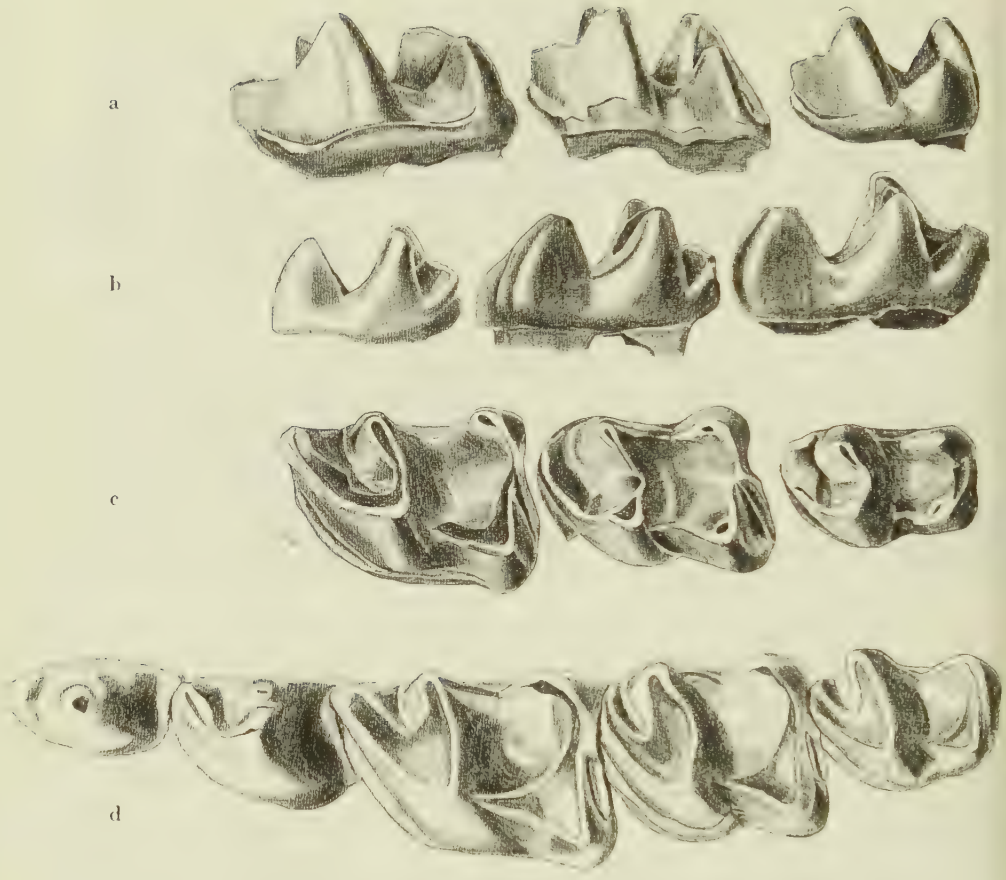


Abb. 2 *Galerix socialis* (H. von Meyer).
a–c von Anwil, M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt), von labial, lingual und occlusal. M_1: Al. 138 (invers), M_2: Al. 139 (invers), M_3: Al. 140
d La Grive, Mand. sin., P_3–M_3, G. A. 3974, von occlusal 12:1

gleiche Art gehört und die kleinere Form von La Grive, bisher als *G. exilis* bezeichnet, spezifisch abgetrennt werden muss. Leider liegen mir von Sansan nur Einzelzähne und ein Mandibelfragment vor, so dass ich die aufgestellte Behauptung nicht bis ins letzte beweisen kann. Immerhin reicht das Material aus, um zu zeigen, dass manche von Gaillard und Viret als charakteristisch aufgeführten Merkmale von «*Pseudogalerix*», in denen sich diese Gattung von «*Galerix*» unterscheiden soll, auch bei der Form von Sansan zu beobachten sind:

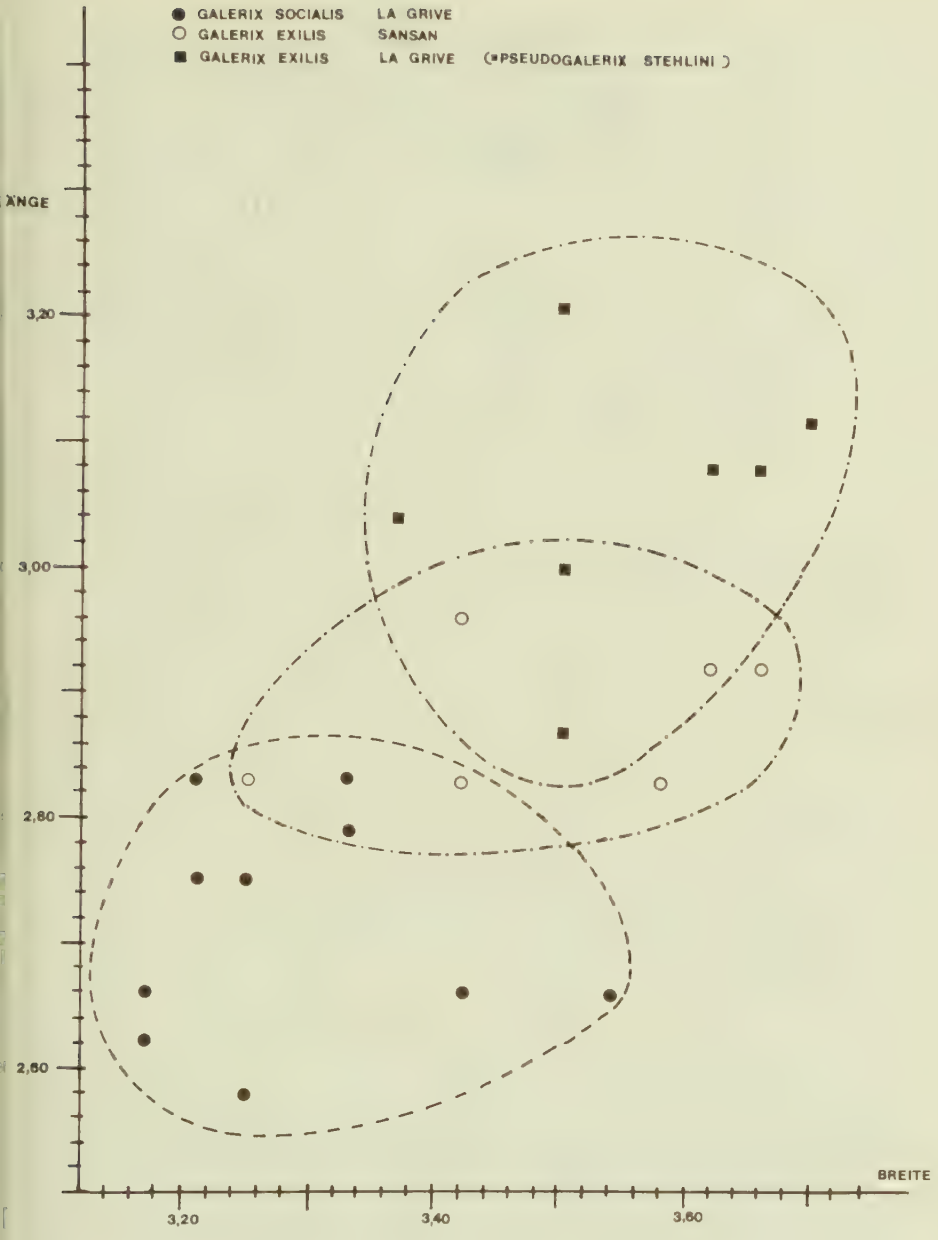


Diagramm 1 Längen-Breiten-Diagramm für den M_1 sup. von *Galerix socialis* (H. von Meyer) und *Galerix exilis* (Blainville).

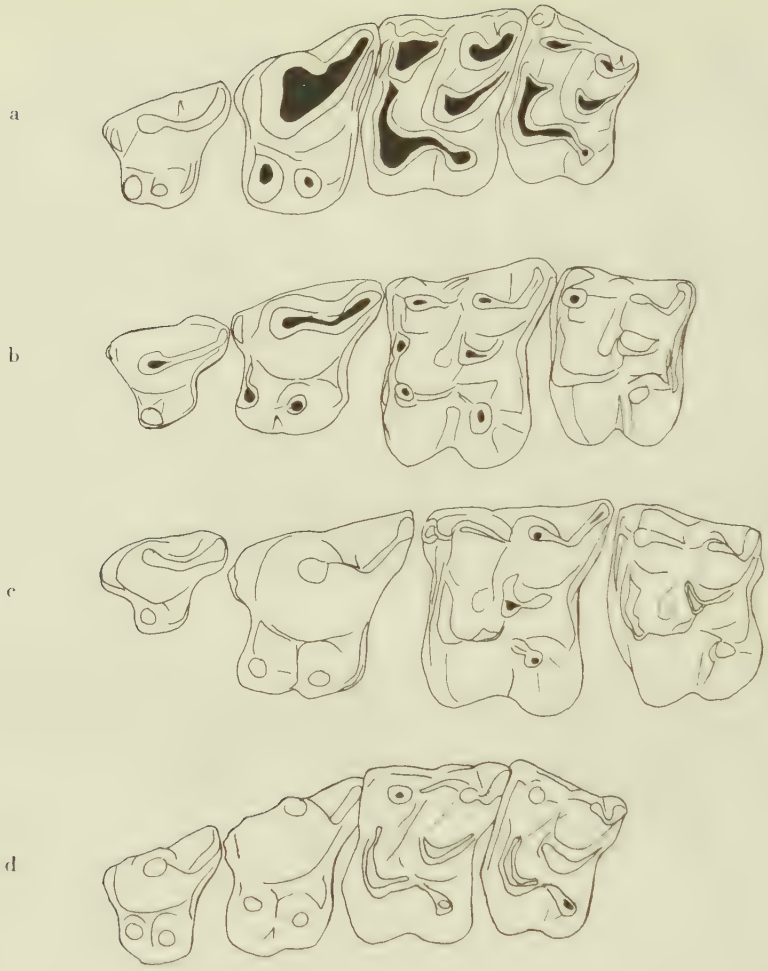


Abb. 3 Vergleich von *Galerix exilis*, *Galerix socialis* und «*Pseudogalerix stehlini*».
a *Galerix socialis* (H. von Meyer) von La Grive, P_3–M_2 sup. sin., P_3: G. A. 6993, P_4–M_2: G. A. 6994
b *Galerix exilis* (Blainville) von Sansan, P_3 M_2 sup. sin. (zusammengesetzt), P_3: SS. 881, P_4: SS. 883, M_1: Ss. 6715, M_2: Ss. 6716
c *Galerix exilis* (Blainville) (= *Pseudogalerix stehlini* Gaillard) von La Grive, P_3–M_2 sup. sin. (zusammengesetzt), P_3: G. A. 6995, P_4: G. A. 5784, M_1: G. A. 5906, M_2: G. A. 4108
d *Galerix socialis* (H. von Meyer) von Steinheim; P_3–M_2 sup. sin., P_3: Sth. 149 (invers), P_4–M_2: Sth. 445 (invers) 8:1

1. Nach GAILLARDS Diagnose besitzt «*Pseudogalerix*» im Unterschied zu *Galerix* am P_3 sup. nur einen Innenhügel, nämlich den vordern (vgl. Abb. 3c). Alle 6 P_3 sup. von Sansan, die in der Basler Sammlung liegen, besitzen auch nur den vorderen Innenhügel (vgl. Abb. 3b).
2. Der P_3 inf. von «*Pseudogalerix*» ist wesentlich kleiner als der P_2; bei «*Galerix*» dagegen ist dieses Grössenverhältnis genau umgekehrt: Der P_3 ist grösser als der P_2. Beim einzigen Mandibelfragment von Sansan, das mir zugänglich war, sind leider nur P_4 und P_3 inf. vorhanden. Jedoch besteht zwischen P_4 und P_3 dieselbe grosse Differenz in den Dimensionen wie bei «*Pseudogalerix*» (vgl. Abb. 4, Fig. 2 und 3).
3. Der P_4 inf. von «*Pseudogalerix*» ist höher und spitzer als derjenige von «*Galerix*» und besitzt, wie GAILLARD schreibt (1929, S.2), einen caniniformen Habitus. Auch der P_4 inf. der Form von Sansan ist hoch und spitz und gleicht sehr stark dem entsprechenden Zahn von *Pseudogalerix* (vgl. Abb. 4, Fig. 2 und 3).
4. VIRET führt (1938, S.31) einen, wie ich festgestellt habe, allerdings nicht immer eindeutigen Unterschied in den zweiten oberen Molaren an, in dem sich «*Pseudogalerix*» und «*Galerix*» unterscheiden: Bei «*Galerix*» verbindet sich der hintere Schenkel des Protoconus mit dem Hypoconus, während er bei «*Pseudogalerix*» zum Metaconulus zieht. Auch in diesem Merkmal schliesst sich die Form von Sansan *Pseudogalerix* an (vgl. Abb. 3, b und c).
5. *Galerix exilis* von Sansan steht grössenmässig zwischen «*Pseudogalerix* und «*Galerix*» von La Grive (vgl. Diagramm 1). Vereinigt man «*Galerix*» von La Grive spezifisch mit *Galerix exilis* von Sansan, wie das bisher geschehen ist, so bleibt zu erklären, weshalb die bestimmt ältere Form, jene von Sansan, grösser ist als die jüngere. Wie gezeigt, entspricht *G. exilis* von Sansan morphologisch sehr gut «*Pseudogalerix*» von La Grive: dass die letztere die erstere an Grösse übertrifft, entspricht durchaus den Erwartungen.

Als einziger Unsicherheitsfaktor ist noch in Betracht zu ziehen, dass in Sansan ebenfalls zwei Formen vorkommen könnten und dass die von BLAINVILLE abgebildete Typusmandibel (von der ich nicht weiss, ob sie noch existiert) zu einer Form gehören könnte, die mit «*Galerix exilis*» von La Grive identisch ist. Diese Möglichkeit halte ich jedoch für äusserst unwahrscheinlich, da in dem sehr grossen Material, welches das Basler Museum von Sansan besitzt, nur eine einzige Form vertreten ist und nicht anzunehmen ist, dass man 1840, also zu einer Zeit, da man noch nicht systematisch Sediment geschlämmt hat, ausgerechnet eine seltene Form gefunden hat, die später nie mehr zum Vorschein gekommen ist.

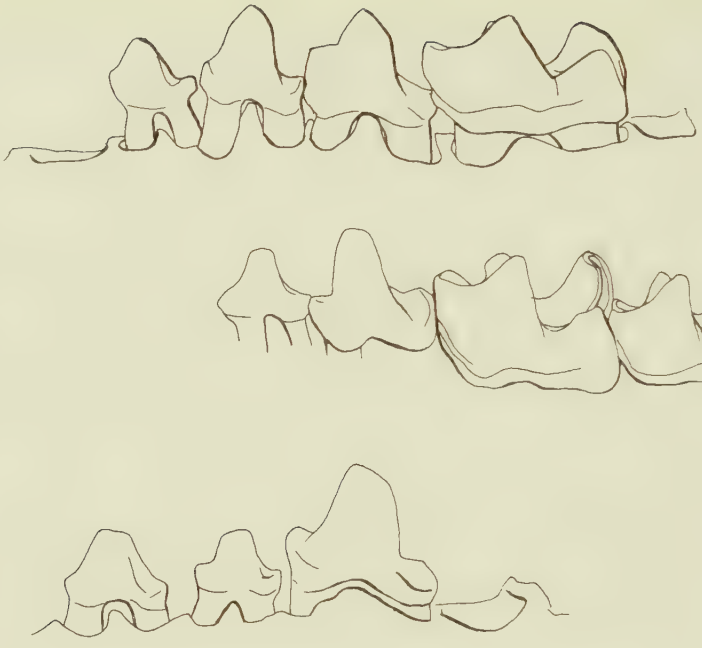


Abb. 4 Vergleich von *Galerix exilis*, *Galerix socialis* und «*Pseudogalerix stehlini*». a von labial, b von lingual.
1 *Galerix socialis* (H. VON MEYER) von La Grive, Mand. sin. P_2–M_1 (G. A. 3971), von labial und lingual
2 *Galerix exilis* (BLAINVILLE) von Sansan. Mand. sin. P_3–M_2 (Ss. 625), von labial und lingual
3 *Galerix exilis* (BLAINVILLE) (= *Pseudogalerix stehlini* GAILLARD) von La Grive, Mand. sin., P_2–P_4 (G. A. 1854) 8:1

Zur Nomenklatur

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, entspricht «*Pseudogalerix stehlini*» von La Grive, abgesehen vom Grössenunterschied, sehr gut *Galerix exilis* von Sansan. Deshalb ist «*P. stehlini*» wohl als Synonym von *G. exilis* zu betrachten. Die kleinere Form von La Grive, bisher unter dem Namen «*Galerix exilis*» bekannt, ist zweifellos mit jener von Steinheim identisch, die HERMANN V. MEYER 1865 «*Parasorex socialis*» genannt hat. Dieser Artname hat wohl die Priorität. Schon STROMER hat darauf hingewiesen, dass die Unterschiede zwischen «*Pseudogalerix*» und «*Galerix*» sehr gering sind und eine generische Trennung nicht gerecht-

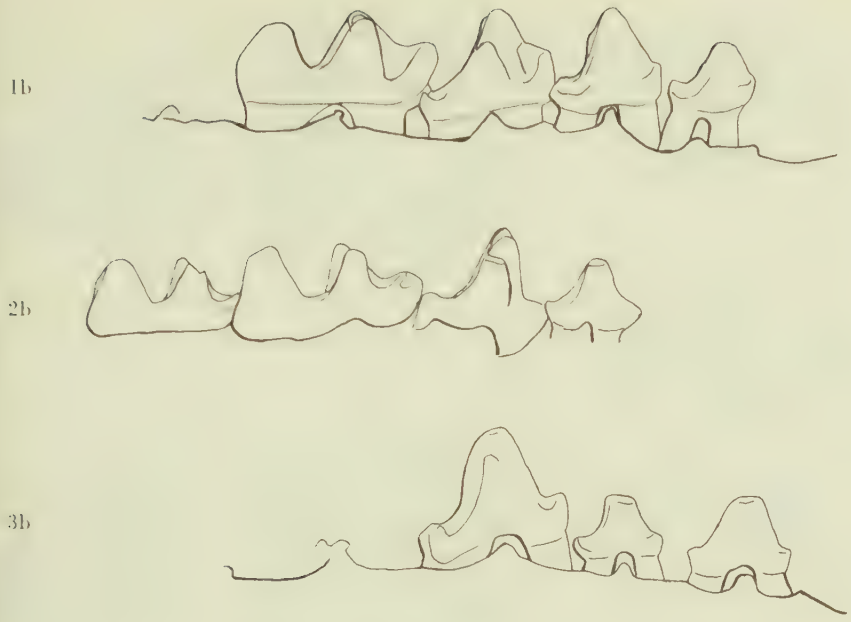


Abb. 4b

fertigt ist. Ich schliesse mich STROMERS Meinung an und schlage vor, die kleinere Form, die neben La Grive und Steinheim an den meisten Fundstellen des oberen Miozäns vorkommt, «*Galerix socialis* (HERMANN VON MEYER» zu nennen.

Galerix socialis von Anwil

Galerix socialis von Anwil zeigt grosse Übereinstimmung mit der Typusform HERMANN VON MEYERS aus Steinheim am Albuch (vgl. Abb. 3d). Der einzige feststellbare Unterschied liegt im oberen P_3, dessen Aussenseite bei der Anwiler Form auffällig kurz ist (vgl. Abb. 1a). Seine hintere Aussenecke ist ebenfalls stark ausgezogen, jedoch wesentlich schmäler und spitzer als bei *G. socialis* von Steinheim und La Grive. Was die Grösse der Anwiler Form betrifft, so liegt sie durchaus im Bereich jener von Steinheim und La Grive.

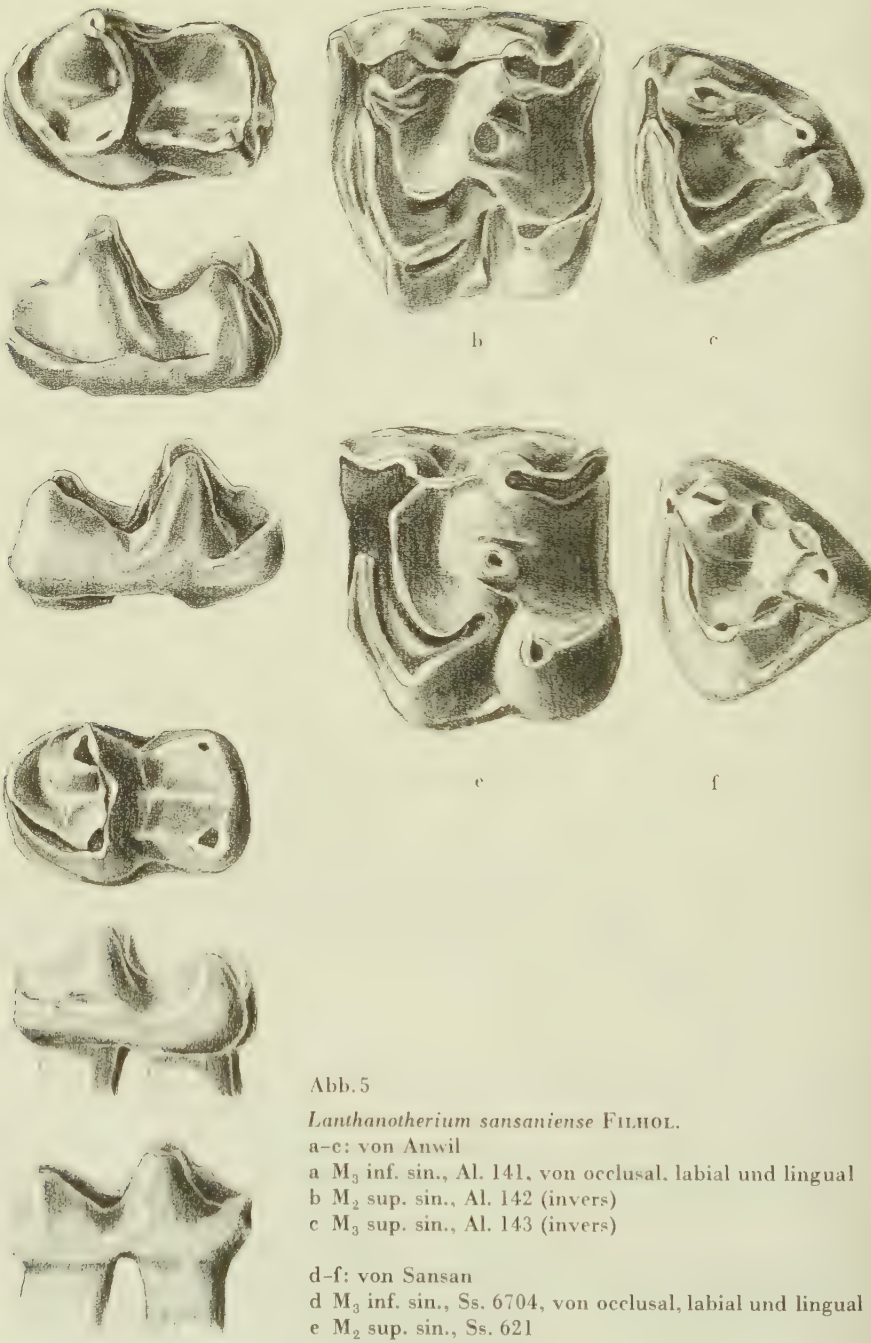


Abb. 5

Lanthanotherium sansaniense Filhol.
a–c: von Anwil
a M_3 inf. sin., Al. 141, von occlusal, labial und lingual
b M_2 sup. sin., Al. 142 (invers)
c M_3 sup. sin., Al. 143 (invers)

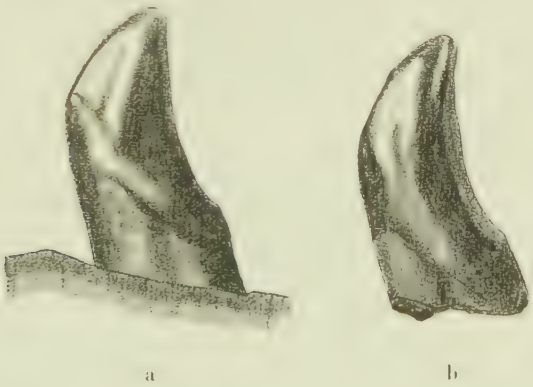
d–f: von Sansan
d M_3 inf. sin., Ss. 6704, von occlusal, labial und lingual
e M_2 sup. sin., Ss. 621
f M_3 sup. sin., Ss. 6705 12:1

LANTHANOTHERIUM SANSANIENSE FILHOL 1888

Material:		
	1 M_2 sup. dex.	3,00 × 3,36
	2 M_3 sup.	2,56 × 2,56
		2,66 × 2,72
	1 M_3 inf. sin.	2,96 × 1,98
	1 C inf.	
	2 P_2 inf.	
	1 P_3 inf.	
	5 Molarenfragmente	

Die breiten, plumpen Molaren von *Lanthanotherium sansaniense* sind derart charakteristisch, dass diese Art in Anwil eindeutig nachgewiesen werden konnte, obwohl nur einige wenige Einzelzähne vorliegen. Diese stimmen, wie aus den Abbildungen 5 und 6 hervorgeht, morphologisch sehr gut mit den entsprechenden Zähnen der Typusart von Sansan überein: sie sind jedoch im Durchschnitt wohl etwas grösser als diese. Sicheres kann infolge des zu kleinen Materials von Anwil nicht ausgesagt werden.

Dass es sich beim Anwiler *Lanthanotherium* nicht um die von THENIUS (1949) aus Leoben (Steiermark) beschriebene Art *L. longirostre* handelt, zeigt ein Blick auf den untern Canin (vgl. Abb. 6): Dieser besitzt wie derjenige der Art aus Sansan eine zurückgebogene Spitze, während der Canin der österreichischen Art gerade und ausserdem viel kräftiger ist.



a b

Abb. 6 *Lanthanotherium sansaniense* FILHOL. Unterer Canin.
a von Sansan (Ss. 621)
b von Anwil (Al. 144) 12:1

Lanthanotherium ist in der Schweiz ausser in Anwil nur noch in Schwamendingen nachgewiesen. Die Form der letzteren Fundstelle ist jedoch deutlich kleiner als die Anwiler, was wohl als Hinweis auf das,

auch durch andere Säugetiergruppen bestätigte, grössere Alter der Fundstelle Schwamendingen gedeutet werden darf. *Lanthanotherium* ist ausser den bereits genannten Fundstellen von Vieux Collonges, Viehhausen und Can Llobateres bekannt. 1963 signalisierte G.T. James auch zwei neue Arten von *Lanthanotherium* aus dem Clarendonien von Kalifornien.

FAMILIE METACODONTIADAE Butler 1948

PLESIOSOREX SCHAFFNERI NOV. SPEC.

Material:	Mand. dext. J_2, P_4–M_3 (Holotypus)	
	P_4 inf.	
	6 P sup.?	
	2 M_1 sup. 1 Fragm.	
Masse des Holotypus:	M_1–M_3 inf.	9,5 mm
	M_1 inf.	5,25 × 2,88 mm
	M_2 inf.	2,64 × 2,44 mm
	M_3 inf.	2,40 × 1,76 mm
	P_4 inf.	3,12 × 1,52 × 3,16 mm (Höhe)
	J_2 inf. (Länge und Höhe der Krone)	5,83 × 1,76 mm

Reste von *Plesiosorex* gehören zu den grossen Seltenheiten und sind schon deshalb von besonderem Interesse. Seit langer Zeit ist man sich nicht im klaren, welche Stellung dieser merkwürdigen Gattung, die Merkmale verschiedener systematischer Gruppen aufweist, in der Systematik zukommt. Wie schon der Name sagt, wurde *Plesiosorex* lange Zeit für ein *Soricide* gehalten. Viret diskutierte 1940 die systematische Zugehörigkeit dieser Gattung sehr ausführlich und kam zum Schluss, sie sei zweifellos bei den Erinaceiden einzureihen. Stromer rechnete 1928 einen oberen Molaren von *Plesiosorex* mit Vorbehalt gar zu den Tupajiden, und Inge Seemann beschrieb 1938 die Form von Viehhausen als *Myogale germanica*, also als einen Desman. 1948 stellte Butler *Plesiosorex* zusammen mit *Meterix* und *Metacodon* in eine eigene Familie und betonte, wie später auch Wilson, 1960, den eher soriciden als erinaceiden Charakter dieser Gattung.

DIAGNOSE: Sehr grosse Art der Gattung *Plesiosorex* mit langem M_1 inf. (5,25 mm) und nach hinten an Grösse stark abnehmenden M_2 und M_3. Das Entoconid des M_1 inf. ist etwas niedriger als das Metaconid. Der M_2 inf. ist im Vergleich zu seinem vorderen Nachbarn in der Zahnreihe sehr kurz (2,64 mm), zeigt allerdings nahezu die gleiche Breite. Das Aussencingulum der unteren Molaren ist sehr schwach ausgebildet

Abb. 7 *Plesiosorex schaffneri* nov. spec. Mand. sin. J. P_4 M_3. Al. 149 (invers). Holotypus, von labial, Molaren auch von occlusal 12:1

und nur vorn an den Zähnen zu erkennen. Am hintersten P inf. (P_4) fehlt es ganz. Der J_2 ist sehr kräftig (Krone auf der Aussenseite 5,83 mm lang) und von oben gesehen vollständig gerade. Der obere M_1 zeichnet sich vor allem durch seine beiden «ohrenartigen» Ausbuchtungen vorn und hinten an der Labialseite aus. Von der Kaufläche gesehen ergibt sich deshalb für die Aussenseite die Form einer liegenden 3.

DERIVATIO NOMINIS: Diese neue Art sei der Bevölkerung Anwils gewidmet, die zum grössten Teil SCHAFFNER heisst; speziell Herrn HEINRICH SCHAFFNER, der uns das Land, auf dem die Fundstelle liegt, zur Verfügung gestellt hat, und der Familie ERHARD SCHAFFNER-WENDLANDT, unter deren Haus die Fundstelle von 1965 liegt und die uns bei der Grabung von 1968 viel Interesse und grosse Hilfe entgegenbrachte.

HOLOTYPUS: Mand. dext. J_2, P_4–M_3, Al. 149 (Abb. 7).

PARATYPUS: M_1 sup. dext., Al. 145 (Abb. 8a).

TYPUSLOKALITÄT: Anwil (BL).

Beschreibung des Holotypus:

Holotypus für *Plesiosorex schaffneri* ist ein Mandibelfragment, dessen Knochen infolge einer Stauchung in der Längsrichtung leider keine Einzelheiten erkennen lässt. Der kräftige Incisiv ist eher erinaceiden- als soricidenhaft. Er ist nur schwach und gleichmässig gekrümmt und verjüngt sich ziemlich stark gegen vorn (vgl. Abb. 7). Hinter dem Incisiven folgt nach kurzem Zwischenraum der P_4. Obwohl keine Alveolen zu erkennen sind, ist anzunehmen, dass, analog den Verhältnissen bei anderen Arten von *Plesiosorex*, zwischen J_2 und P_4 weitere Prämolaren und ein Canin vorhanden gewesen sind. Der hinterste Prämolar besteht zur Hauptsache aus einer nach hinten gekrümmten Hauptspitze, auf deren Innenseite im obersten Drittel eine schwache Innenspitze ausgebildet ist[1]. Ein eigentliches Talonid ist nicht ausgebildet. Der Schmelz zieht sich auf der Aussenseite des P_4 viel weiter wurzelwärts als auf der Innenseite. Ein Aussencingulum fehlt vollständig. Der M_1 inf. ist gegenüber M_2 und M_3 ausserordentlich lang (5,25 mm). Diese Länge kommt durch die starke Streckung des Trigonids zustande, das mehr als doppelt so lang ist wie das Talonid[2]. Ein Aussencingulum ist nur an der Vorderseite ganz schwach zu erkennen. Das Metaconid ist etwas höher als das Ento-

[1] Vgl. Fussnote über Hügelbezeichnungen von Prämolaren, S. 176.

[2] Die grosse Verlängerung des M_1 steht sicher in einem funktionellen Zusammenhang zur Reduktion von M_2 und M_3 (vgl. Kap. *Soricide II*).

conid. Der M_2 ist von gedrungener Gestalt und annähernd gleich lang wie breit. Sein weitaus kräftigster und höchster Hügel ist das Protoconid. Die Talonid-Grube von M_2 ist wie diejenige von M_1 und M_3 allseitig umschlossen. Das Aussencingulum ist nur an der Vorderseite vorhanden, jedoch deutlicher als am M_1. Der M_3 ist wie die anderen unteren Molaren zweiwurzelig. Er ist wesentlich kürzer und schwächer als der M_2. Trigonid und Talonid sind ungefähr gleich lang. Auch bei diesem Zahn ist das Aussencingulum nur vorn zu erkennen.

Abb. 8 *Plesiosorex schaffneri* nov. spec., M_1 sup. sin. (invers). Al. 145. Anwil 12:1

Beschreibung des Paratypus:

Dieser obere M_1 besitzt, wie schon in der Diagnose der neuen Art erwähnt, auffällig gerundete, vorstehende Aussenecken (vgl. Abb. 8). Zwischen diesen beiden halbkreisförmigen Vorsprüngen ist die Labialseite kräftig eingeschnitten, so dass sich von der Kaufläche her gesehen das Bild einer liegenden 3 ergibt. Para- und Metaconus liegen ziemlich weit im Zahninnern. Labial vom Paraconus befindet sich ein kleiner Hügel, mit letzterem lingual durch einen Grat verbunden. Labial vom Metaconus sitzt ein ähnlicher, jedoch bedeutend schwächerer Hügel. Von der Basis des Paraconus zieht sich ein Grat lingualwärts zum sehr starken Protoconus. Er findet seine Fortsetzung im Protoconus-Hinterarm, der zum sehr schwachen Metaconulus verläuft. Das Ende dieser

Linie, die U-förmig den ganzen Zahn durchzieht, bildet ein Grat, der vom Metaconulus zur hinteren Aussenecke des Zahnes führt. Der Hypoconus ist eher schwach ausgebildet und steht mit dem Protoconus-Hinterarm in Verbindung. Am vorderen Zahnrand, auf der Höhe des Protoconus, ist ein kurzes Stück Cingulum zu beobachten. An der vorderen Innenecke, die viel stärker vorsteht als die hintere, verschwindet es, um auf der Lingualseite, hinter dem Protoconus, wieder aufzutauchen. Es zieht ein wenig am Hypoconus hoch, an dessen Rückseite wieder hinunter, biegt nach labial um und endigt frei auf einem Vorsprung an der hinteren Seite des Zahnes.

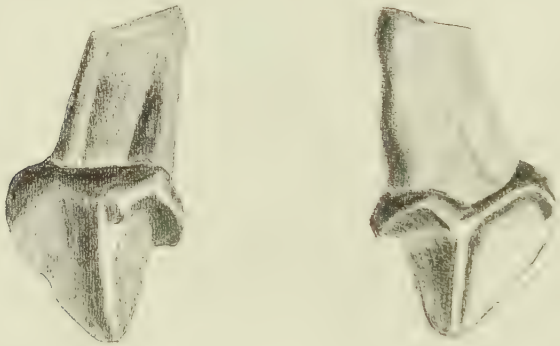


Abb. 9 *Plesiosorex schaffneri* ? nov. spec.. Oberer Antemolar ?, Al. 148. von lingual und labial. Anwil 12:1

Mit Vorbehalt betrachte ich 6 unter sich gleichförmige Einzelzähne von Anwil als obere Antemolaren von *Plesiosorex* (vgl. Abb. 9). Diese sehr schmalen Zähne besitzen einen Haupthügel mit je einer schneidenden Kante vorn und hinten. Ein Cingulum, das fast den ganzen Zahn umgibt, erhebt sich an der Hinterseite zu einem kleinen Nebenhügel. Die einzige Wurzel ist schräg nach hinten gerichtet. Da von den grössenmässig für eine Zuordnung in Frage kommenden Insectivorenformen *Galerix* und *Lanthanotherium* keine einen derartigen Zahn besitzt und auf einer Abbildung des Oberkiefers von *P. germanicus* in der Arbeit von I. Seemann (1940, Tafel I, Fig. 3) sehr ähnliche Zähne zu sehen sind, scheint mir die Zugehörigkeit zu *P. schaffneri* wahrscheinlich.

Differentialdiagnosen:

Unterschiede zur Form von Viehhausen[1]:

Nach den Abbildungen von I. Seemann (1938) und Viret (1940) zu schliessen, besitzt der obere M_1 der Form von Viehhausen deutlich schwächer abstehende Aussenecken. Dies drückt sich auch in der Längenangabe aus, die I. Seemann von diesem Zahn gibt: 3,0 mm, gegenüber 3,6 mm für die Art von Anwil. In der Breite dürften sich die beiden Zähne entsprechen (5,1 mm für die Form von Viehhausen, 5,08 bzw. 5,16 mm für diejenige von Anwil). Ausserdem zeigt die Labialseite des M_1 sup. von Viehhausen in ihrer Mitte einen viel weniger scharfen Einschnitt als die Aussenseite des Anwiler Molaren. Die unteren Molaren und der hinterste Prämolar (P_4) der Viehhausener Art besitzen nach den Abbildungen von I. Seemann deutliche von vorn bis hinten durchgehende Aussencingula, während ein solches am P_4 von *P. schaffneri* vollständig fehlt, der M_1 ein Cingulum nur andeutungsweise aufweist und M_2 und M_3 ein schwaches Cingulum ebenfalls nur vorne an der Aussenseite erkennen lassen. Bei ungefähr gleicher Gesamtlänge der Molarenreihe (Viehhausen: 8–9,5 mm, Anwil: 9,5 mm) übertrifft der M_1 inf. von Anwil denjenigen von Viehhausen in der Länge merklich (Anwil: 5,25 mm, Viehhausen: 3,8–4,8 mm). Auch der P_4 inf. von *P. schaffneri* aus Anwil erweist sich deutlich länger als derjenige der Art von Viehhausen: Anwil: 3,12 mm lang, Viehhausen: 2,2–2,5 mm lang. Aus diesen Grössenvergleichen geht nicht unbedingt hervor, dass die Anwiler Art absolut grösser gewesen ist als diejenige von Viehhausen. Viel eher scheint sich eine Verschiebung in den Proportionen abzuzeichnen, wobei sich P_4 und M_1 inf. von *P. schaffneri* auf Kosten der beiden hinteren Molaren noch stärker vergrössert haben als bei der Art von Viehhausen.

Schliesslich erwähnt I. Seemann die verkümmerte «vordere Basalspitze» (es ist wohl das Paraconid gemeint) des M_3 inf. von Viehhausen: beim entsprechenden Zahn von Anwil ist diese Spitze gleich stark ausgebildet wie beim M_2 inf.

[1] Thenius erklärte 1949 *Plesiosorex germanicus* Seemann von Viehhausen als Synonym von *P. styriacus* Hofmann. Allein nach den Abbildungen und den Beschreibungen von I. Seemann und Thenius zu urteilen, scheinen mir, abgesehen vom Grössenunterschied, einige deutliche Unterschiede zu bestehen: Während beispielsweise die unteren Molaren von *P. styriacus* von Schönegg und Voitsberg nach den Abbildungen von Thenius keine Spur eines Aussencingulums erkennen lassen, ist ein solches auf den leider sehr schlechten Abbildungen I. Seemanns der unteren Molaren von Viehhausen deutlich zu sehen.

Vergleich mit *P. styriacus:*

Die beiden Formen von *P. styriacus* aus der Steiermark, von Schönegg (Typuslokalität) und Voitsberg, von denen nur Unterkieferreste bekannt sind, erweisen sich gegenüber *P. schaffneri* nach den Massangaben von THENIUS (1949) nicht nur proportionsmässig, sondern auch absolut als deutlich kleiner (vgl. Tabelle 1). Sie sind auch kleiner als die Form von Viehhausen und werden von THENIUS ins Helvétien gestellt.

Tabelle 1
(alle Masse in Millimetern)

	P_4 inf.	M_1 inf.	M_2 inf.	M_1 inf.–M_3 inf.	M_1 sup.
Schönegg (nach THENIUS)	–	3,9 ×2,2	2,9 ×2,0	zirka 8,5	–
Voitsberg (nach THENIUS)	2,4 ×1,6	3,8 ×2,3	–	–	–
Viehhausen (nach SEEMANN)	Länge 2,2–2,5	3,8–4,8× 2,3–2,4	–	8,0–9,5	3,0 ×5,1
Anwil	3,12×1,52	5,25×2,88	2,64×2,44	9,5	3,60×5,08
Rümikon	–	3,52×2,66	–	–	2,96×4,50

Für das wichtigste Merkmal, in dem sich der *Plesiosorex* von Voitsberg und Schönegg von jenem aus Anwil unterscheidet, halte ich die Proportionen von M_1 und M_2 inf. Der M_1 inf. besitzt ein, im Vergleich zum Talonid, kürzeres Trigonid als der entsprechende Zahn von Anwil. Der M_2 inf. ist, wie ein Blick auf Tabelle 1 zeigt, absolut länger als bei *P. schaffneri*. Offenbar hatte auch *P. styriacus* aus der Steiermark noch kein derart auf die sektoriale Funktion hin spezialisiertes Gebiss, bei dem die Hauptarbeit P_4 und M_1 zufällt, wie der wesentlich jüngere *P. schaffneri*. Schliesslich zeigen sämtliche unteren Molaren der beiden steirischen Formen, nach den Abbildungen von THENIUS zu schliessen, keine Spur eines Cingulums, während wenigstens am M_2 und M_3 inf. von *P. schaffneri* vorn an der Aussenseite ein solches, wenn auch nicht sehr kräftiges, zu sehen ist.

Die Unterschiede zwischen *P. schaffneri* und dem *Plesiosorex*, den STROMER 1928 und 1940 aus dem Flinz bei München beschrieben hat, liegen hauptsächlich im unteren Incisiven und im oberen M_1. Während der untere Incisiv von *P. schaffneri* von oben gesehen ziemlich gerade ist, zeigt derjenige von Aumeister (Flinz) eine leichte Krümmung

nach aussen. Auch in der Seitenansicht erweist sich letzterer als stärker gekrümmt und verjüngt sich gegen vorn schneller und stärker als der Incisiv der Anwiler Form. Der obere M_1 schliesslich zeigt, wie bei allen anderen bisher bekannten Formen, keine so stark ausgebuchteten Aussenecken und keinen derart tiefen Einschnitt in der Aussenseite wie *P. schaffneri*.

Verbreitung von *Plesiosorex:*

Die älteste bis heute bekannte Art der Gattung *Plesiosorex* stammt aus dem Stampien der Limagne und wurde auch als erste unter dem Namen *Erinaceus soricinoides* von Blainville 1840 beschrieben. Auch in Frankreich, im Aquitan von Chavroches, wurde *Plesiosorex* gefunden, merkwürdigerweise jedoch meines Wissens bisher noch nie an einer miozänen Fundstelle. Sämtliche jüngeren bis heute bekannten europäischen Funde stammen aus Deutschland (Viehhausen, Flinz), Österreich (Voitsberg, Schönegg) und der Schweiz (Watt, Rümikon, Anwil). Die Form von Viehhausen dürfte wohl diejenige sein, die heute am vollständigsten bekannt ist. 1960 hat Wilson eine etwas primitivere Art als jene des europäischen Miozäns aus der Pawnee Creek Formation von Colorado beschrieben *(P. coloradensis)*.

FAMILIE SORICIDAE Gray 1821

SORICIDE I. GEN. ET SPEC. INDET.

Material: 20 Einzelzähne, z. T. auf Kieferfragmenten

Dieser kleine Soricide ist von Anwil nur durch Einzelzähne belegt. Leider ist bisher keine vollständige Mandibel dieses Tieres gefunden worden, so dass die für die systematische Zuordnung wichtige Zahl der Zwischenzähne[1] nicht ermittelt werden kann. Ein weiteres, für die Systematik der Soriciden wesentliches Merkmal ist die Gestaltung der Condylusgelenkfläche der Mandibel. Da kein Stück gefunden wurde, an dem diese Partie erhalten ist, sind auch in dieser Hinsicht keine Schlüsse möglich. Über ein systematisch bedeutungsvolles Merkmal schliesslich, die Position des Foramen mentale, geben mehrere Mandibelfragmente Aufschluss. Dieses Foramen liegt ziemlich genau unter der Mitte des M_1 inf.

[1] Zwischenzähne = unicuspids, Zähne zwischen J_2 und M_1.

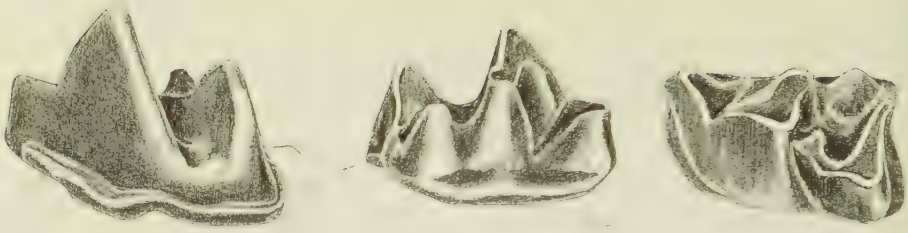


Abb. 10 *Soricide I.* M_1 inf. sin. (invers). Al. 114, von labial, lingual und occlusal. Anwil 25:1

Vergleich mit *Miosorex grivensis* von La Grive

Das Foramen mentale liegt bei *M. grivensis* deutlich weiter vorn, unter der Hinterwurzel von P_4. Auch die Incisiven der beiden Formen zeigen deutliche Unterschiede: Der obere Incisiv von Anwil ist wesentlich kräftiger als derjenige von La Grive und besitzt eine längere Klinge (vgl. Abb. 12). Das Cingulum auf der Aussenseite, wodurch die Zahnkrone von der Wurzel abgegrenzt wird, ist beim Anwiler J sup. ebenfalls stärker. Schliesslich zeigt die Krone hinten, an der Stelle, wo die Wurzel ansetzt, bei der Anwiler Form eine grössere Höhe (dorsoventral) als bei *M. grivensis*. Der untere Incisiv (J_2) von *Soricide I* aus Anwil zeigt etwa die gleichen Dimensionen wie *Miosorex grivensis*. Er besitzt ebenfalls zwei wenig ausgeprägte Zacken an seiner Oberseite. Auf der Innenseite jedoch ist der Schmelz beim Anwiler Incisiven stärker eingeschnitten, d. h. bei ungefähr gleicher Gesamtlänge der beiden Zähne ist bei der Form aus Anwil die Distanz zwischen der Spitze der Einbuchtung (a) und der Zahnspitze (b) kürzer als bei *M. grivensis* (vgl. Abb. 11a und b). Ausserdem greift beim Anwiler Incisiven der Schmelz auf der Innenseite unten stärker über die Wurzel als beim J inf. von La Grive.

Von den unteren Molaren ist es vor allem der hinterste, der die beiden Formen unterscheidet: beim M_3 inf. von Anwil ist das Talonid stärker verkürzt als bei *M. grivensis*.

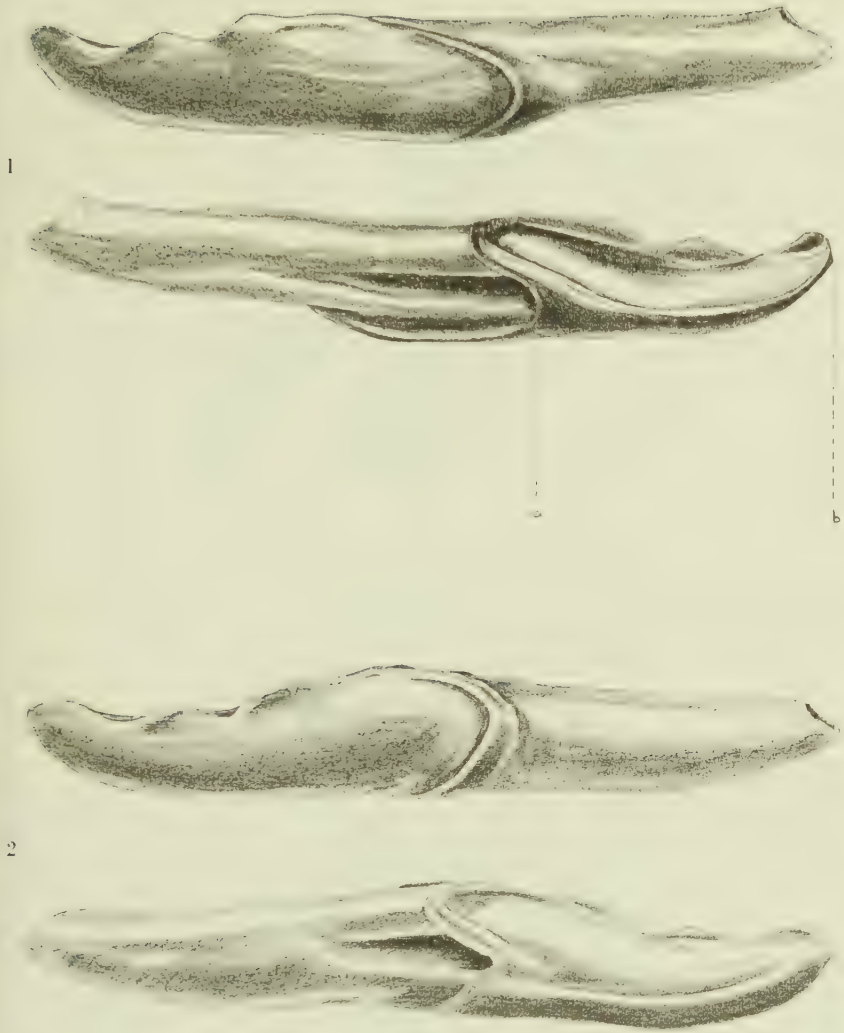


Abb. 11 1 *Soricide I*, J_2 inf. sin. (invers), Al. 115, von labial und lingual, Anwil
2 *Miosorex grivensis* (Depéret, J_2 inf. sin., von labial und lingual, Coll. B. Engesser, L. G. 1, La Grive 25:1

Abb. 12 a *Soricide I*, J sup. sin., Al. 110, von labial und lingual, Anwil
b *Miosorex grivensis* (DEPÉRET), J sup. sin., Coll. B. ENGESSER, L. G. 2, von labial und lingual, La Grive 25:1

Wie diese z. T. starken Differenzen zwischen den beiden Formen zeigen, fällt eine Zuordnung des kleinsten Soriciden von Anwil zu *M. grivensis* ausser Betracht.

Aus den im folgenden angeführten Unterschieden zu «*Sorex dehmi*» wird klar, dass auch eine Zuweisung zu dieser Art nicht in Frage kommt:

Zunächst einmal ist «*S.*» *dehmi* wesentlich grösser: das Foramen mentale liegt noch weiter vorn als bei *M. gruvensis*, nämlich unter dem P_4. Ausserdem besitzen die unteren Molaren von «*S.*» *dehmi* viel höhere und steilere Spitzen.

Auch mit den drei kleinen Soriciden formen von Sansan, auf die im folgenden noch etwas näher eingegangen werden soll, zeigt *Soricide I* aus Anwil keine grosse Übereinstimmung: Die beiden grösseren Arten, die grössenmässig etwa der Anwiler Form entsprechen, besitzen ein deutlich vor dem M_1 gelegenes Foramen mentale. Einzig die kleinste Form weist ein Foramen mentale auf, das wie bei *Soricide I* aus Anwil unter der Mitte des M_1 gelegen ist. Ein weiteres Merkmal, in dem diese beiden Formen übereinstimmen, ist das stark verkürzte Talonid des M_2. Neben diesen Entsprechungen besteht aber, abgesehen von der Grössendifferenz, ein Unterschied, der die Vereinigung der beiden Formen in einer Art vollständig ausschliesst: Die kleinste Art von Sansan besitzt kein Entoconid.

Wahrscheinlich handelt es sich bei der kleinsten Soriciden form von Anwil um eine neue Art. Da die Dokumente, die wir bis jetzt von diesem Tier besitzen, zu dürftig sind, verzichte ich jedoch vorläufig darauf, einen Namen vorzuschlagen.

Zu den Soriciden von Sansan

Bei Vergleichen des Soriciden materials von Anwil mit Exemplaren von Sansan ist mir aufgefallen, wie wenig Klarheit wir über die Vertreter dieser Familie von Sansan besitzen. Aus diesem Grund, und weil wir in der Basler Sammlung eine sehr gute Dokumentation von den Soriciden dieser wichtigen Fundstelle besitzen, scheint mir ein Exkurs notwendig.

Lartet hatte 1851 drei Soriciden arten beschrieben, wobei «*Sorex sansaniensis*» heute leicht als «*Heterosorex*» *sansaniensis*[1] zu identifizieren ist. Die beiden kleinern Formen Lartets – *Sorex desnoyersianus* und *S. prevostianus* – haben bisher zu vielen Spekulationen Anlass gegeben. Diesen beiden Namen kann man heute leider keine Gültigkeit mehr beimessen, da die Diagnosen zu ungenau sind (was in Anbetracht der optischen Hilfsmittel, die diesem sehr erfahrenen Autor zur Verfügung standen, nicht verwunderlich ist). Ausserdem existieren in Sansan (neben «*Heterosorex*» und *Hemisorex*[2]) nicht nur zwei, sondern minde-

[1] Vgl. Seite 73.

[2] Von dieser 1967 von S. Baudelot neu beschriebenen Art konnte im umfangreichen Material, welches das Basler Museum von Sansan besitzt, kein einziges Stück gefunden werden.

Abb. 13 Kleine Soriciden von Sansan.
a Form A, Mand. sin. M_1–M_3, Ss. 6706
b Form B, Mand. sin. M_1–M_2, Ss. 992
c Form C, Mand. sin., J, hinterster Zwischenzahn–M_3, Ss. 606 12:1

stens drei kleine Soricidenformen, so dass das Problem, auf welche der drei Arten sich die beiden Namen LARTETS beziehen, fast unlösbar geworden ist. Im folgenden seien die drei Arten kurz charakterisiert:

Form A: kleinste Form, M_1–M_3 2,62–2,74 mm,
M_1–M_2 2,00–2,08 mm (vgl. Abb. 13a).

Foramen mentale unter dem Trigonid von M_1, 3 Alveolen zwischen M_1 und J_2 also wohl 3 Zwischenzähne. Entoconid der untern Molaren extrem schwach ausgebildet, nahe am Metaconid. Condylusgelenkfläche ungeteilt. Zahnspitzen etwas heller als der Rest der Zähne, ursprünglich wohl pigmentiert. Weitgehende Ähnlichkeit mit *Limnoecus micromorphus* DOBEN-FLORIN 1964 von Wintershof-West, einer Form, die

von Repenning 1967 zu *Crocidurinae ? incertae sedis* gestellt wurde. Die Form aus Wintershof-West ist allerdings kleiner: M_1 M_3 2,35–2,55 Millimeter.

Form B: mittelgrosse Form, M_1 M_2 2,28–2,36 mm (vgl. Abb. 13b).

Foramen mentale unter Hinterwurzel von P_4. 4 Alveolen zwischen M_1 und J_2, wahrscheinlich 3 Zwischenzähne (P_4 ziemlich sicher zweiwurzelig), deutlich helle Zahnspitzen, ziemlich sicher ursprünglich wohl pigmentiert. Diese Form zeigt Ähnlichkeiten mit *Miosorex grivensis*, besonders was die Lage des Foramen mentale und die Anzahl der Zwischenzähne betrifft, ist aber etwas kleiner.

Form C: grösste Form, M_1–M_3 3,34–3,52 mm,
M_1–M_2 2,44–2,56 mm (vgl. Abb. 13c).

Foramen mentale unter dem Hinterrand von P_4. 3 Alveolen zwischen M_1 und J_2, wahrscheinlich 3 Zwischenzähne. Zahnspitzen wohl ursprünglich pigmentiert, da heller als der Rest der Zähne. J_2 mit zwei kräftigen Zacken, deutlicher ausgebildet als bei *M. grivensis*.

Alle diese drei Formen sind in der Basler Sammlung durch im Minimum je drei Mandibeln oder Mandibelfragmente belegt. Form C scheint etwas häufiger zu sein als die beiden andern.

Madame Baudelot hat es sich etwas einfach gemacht, als sie 1967 die Probleme um die Soriciden von Sansan dadurch zu lösen versuchte, dass sie «*Sorex desnoyersianus*» Lartet als Synonym von *Miosorex grivensis* und «*Sorex provostianus*» Lartet für identisch mit «*Sorex*» *dehmi* Viret & Zapfe erklärte. Sie stützt sich dabei auf von Lartet eigenhändig etikettierte Stücke, die im Museum von Toulouse liegen.

Dazu ist zu sagen, dass von den 22 Mandibeln kleiner Soriciden aus Sansan, die in der Basler Sammlung aufbewahrt werden, keine einzige als «*Sorex*» *dehmi* bestimmt werden kann, da keine 5 Alveolen (also 4 Zwischenzähne) zwischen M_1 und J_2 besitzt, wie sie für «*S.*» *dehmi* charakteristisch sind. Die grösste Art, Form C, auf die sich die Massangaben von Baudelots «*Sorex*» *dehmi* (M_1 M_3 3,5 mm) etwa beziehen könnten, besitzt nur 3 Alveolen zwischen M_1 und J_2. Auch wenn in der Sammlung von Toulouse tatsächlich Stücke liegen, die «*S.*» *dehmi* morphologisch entsprechen, hielte ich es für verfehlt, diese als «*S.*» *dehmi* zu bestimmen, da sie mit 3,5 mm Länge der Molarenreihe (Masse nach Baudelot) hinter den wesentlich älteren von *S. dehmi* aus Vieux Collonges mit 3,7–4,0 mm zurückstehen.

Was die Form betrifft, die Madame BAUDELOT als *Miosorex grivensis* bestimmt, so könnte sie nach der Beschreibung und den Massangaben etwa der von mir «Form B» genannten entsprechen. Obwohl etwas kleiner (3,2 mm Länge der Molarenreihe gegenüber 3,5–3,6 mm) als *Miosorex grivensis*, kann man sie wohl zunächst mit Vorbehalt zu dieser Art stellen.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, handelt es sich bei den Formen A und C ziemlich sicher um neue Arten.

SORICIDE II. NOV. GEN., NOV. SPEC.

Material:	Mand. sin. mit M_1, Al. 117 (Abb. 14a) J_2 inf. dext.
Masse:	Mandibelhöhe unter M_1: 1,76 mm M_1 inf.: 1,76 × 0,86 mm

Der erste untere Molar dieses eigentümlichen Soriciden gleicht auf den ersten Blick eher dem Reisszahn eines Raubtieres als einem Soricidenmolaren. Sein Trigonid ist gegenüber dem Talonid stark in die Länge gezogen. Das mächtige, klingenförmige Protoconid überragt sämtliche andern Hügel. Der nach hinten gekrümmte Vorderrand des Protoconids gibt dem Zahn zusammen mit der scharfen Paraconidklinge, die sich fast horizontal nach vorn zieht, hauptsächlich seinen raubtierhaften Aspekt: Überraschend raubtierhaft und für einen Soriciden gänzlich ungewöhnlich ist auch die Usurfläche, die sich auf der Aussenseite der Paraconidklinge und des Protoconids befindet. Der Winkel, den die drei Spitzen des Trigonids (Para-, Proto- und Metaconid) einschliessen, ist viel stumpfer als dies bei Soricidenmolaren sonst der Fall ist. Das Metaconid ist klein und dem Protoconid dicht angeschmiegt. Hypo- und Entoconid sind noch ein wenig niedriger, unter sich aber etwa gleich hoch. Der Hypoconid-Hinterarm zieht sich hinter das Entoconid, wo er ein kleines, vom Entoconid unabhängiges Hypoconulid bildet. Der Hypoconid-Vorderarm verläuft nicht wie bei andern Soricidenarten – etwa *Soricide I* aus Anwil – schräg nach vorn gegen die Zahnmitte, sondern nahezu parallel dem labialen Zahnrand. Bevor er an der Basis des Protoconids mit diesem verschmilzt, bildet er eine kleine Erhebung, die wohl als Mesoconid zu deuten ist. Auf der Aussenseite ist vorn am Zahn ein Cingulum ausgebildet, das gegen die Mitte zu vollständig verschwindet und erst an der hintern Aussenecke wieder zum Vorschein kommt. Von dort zieht es sich als ganz dünnes Bändchen nach lingual. Auf der Lingualseite ist vorn am Zahn auch eine Art Cingulum zu sehen, jedoch nicht so deutlich

abgesetzt wie das Aussencingulum. Während der untere Zahnrand auf der Lingualseite fast vollkommen gerade verläuft, bildet er auf der Labialseite zwischen den beiden Wurzeln eine für einen Soricidenzahn ungewöhnliche Aufwölbung nach oben. An dem Stück Mandibelknochen, auf dem dieser Zahn sitzt, ist das Foramen mentale von der vorderen Bruchstelle gerade noch angeschnitten. Es befindet sich unter dem Vorderrand der Vorderwurzel des M_1.

Vor allem seiner Grösse wegen ordne ich das Fragment eines untern Incisiven, das ich in Anwil gefunden habe, ebenfalls dieser Art zu. Dieser Incisiv ist wesentlich grösser als jene der als *Soricide I* beschriebenen Form, jedoch kleiner als die von «*Heterosorex*». An seiner Oberseite ist eine deutliche Zähnelung zu erkennen, von der auf dem erhalten gebliebenen Stück zwei Aufwölbungen zu sehen sind. Der Schmelz reicht auf der Aussen- und Unterseite viel weiter nach hinten als auf der innern. Auf der Innenseite der Wurzel ist eine kräftige Rille zu beobachten, die nach vorn an Tiefe zunimmt. Über dieser ist der Schmelz tief nach vorn eingeschnitten. Ein kräftiger Wulst zieht sich von hinten, wo er das Cingulum bildet, auf der Innenseite nach vorn gegen die Zahnspitze.

Beziehungen

Von allen bis heute beschriebenen Soricidenarten, die ich zu einem Vergleich beiziehen konnte, zeigt «*Sorex*» *gracilidens* Viret & Zapfe von Neudorf die grösste Übereinstimmung mit dem einzelnen Zahn aus Anwil (vgl. Abb. 11a und b). Der M_1 inf. von Neudorf besitzt das gleiche im Verhältnis zum Talonid langgestreckte Trigonid, das hohe, nach hinten gebogene, klingenhafte Protoconid. Trotzdem bestehen einige Unterschiede zwischen den beiden Formen: Zunächst ist die Form aus Neudorf deutlich kleiner. Das Foramen mentale liegt weiter vorn als beim Anwiler Exemplar[1].

Der Hypoconid-Hinterarm, der beim Zahn aus Anwil hinter das Entoconid läuft und an dessen Basis in einem Hypoconulid endigt, zieht sich bei «*S.*» *gracilidens* auf der Hinterseite des Entoconids hinauf. Auch das labiale Cingulum scheint bei der Neudorfer Form besonders gegen die Zahnmitte, stärker entwickelt, und der untere Zahnrand zeigt auf der

[1] Nach Stehlin (1940) gilt ein weiter hinten liegendes Foramen mentale gegenüber einem weiter vorn gelegenen als evoluierter, da es auf einen grossen Incisiven schliessen lässt. Dass die Fauna von Neudorf, wie sich aus andern Faunenelementen schliessen lässt, älter ist als diejenige von Anwil, scheint sich somit auch hier zu bestätigen.

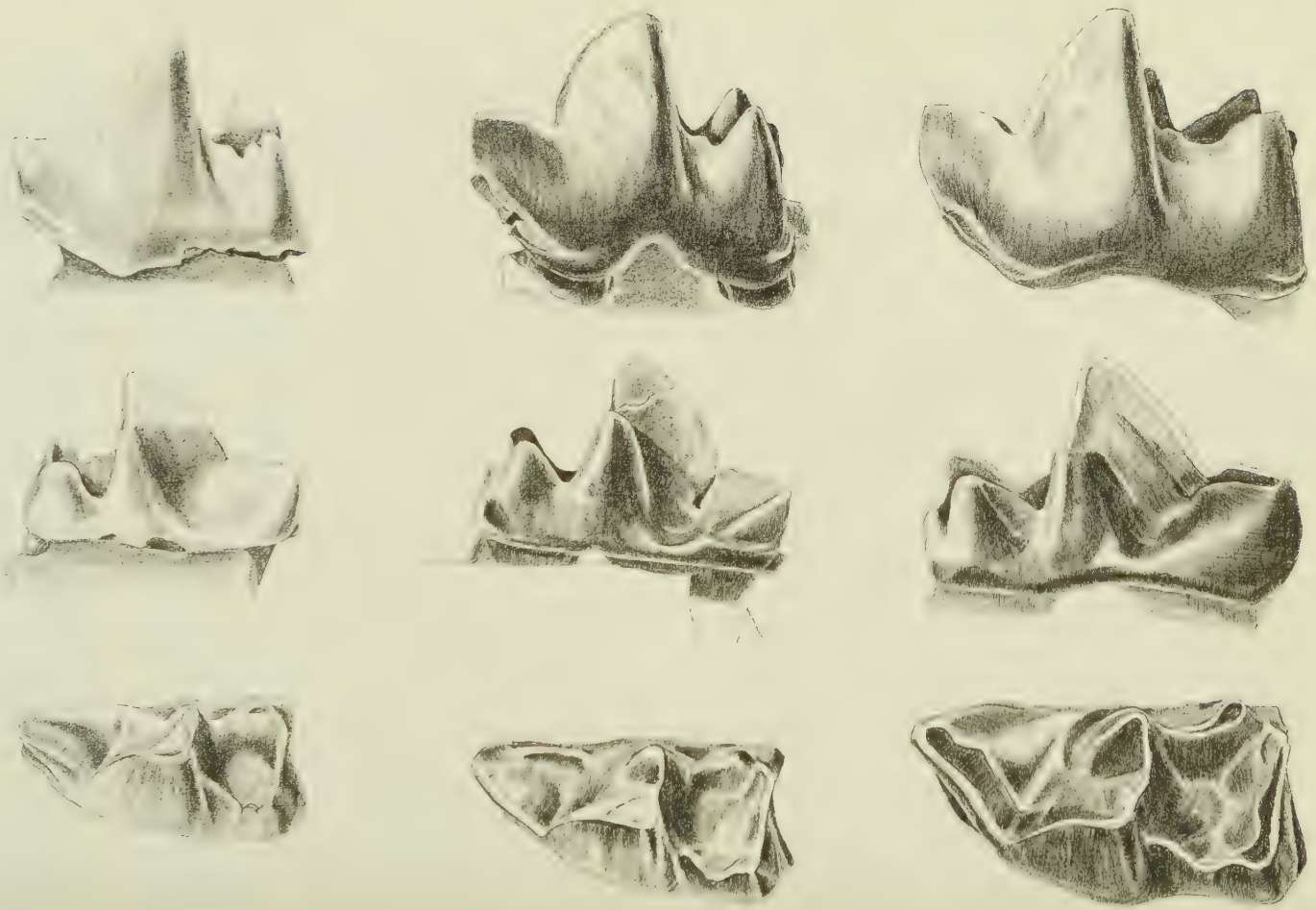


Abb. 14 a b c

Labialseite nicht die Aufwölbung, die beim Anwiler Stück so auffällig ist.

Die erwähnten Unterschiede zwischen dem Anwiler Zahn und dem M_1 inf. von «*S.*» *gracilidens* scheinen teilweise auf verschiedene Evolutionshöhen zurückgeführt werden zu können (Position des Foramen mentale, Ausbildung des Cingulums, Grösse).

Was den Verlauf des Hypoconid-Hinterarmes im Zusammenhang mit dem Entoconid betrifft, so haben mir Vergleiche bei Chiropteren und vor allem bei den *Heterosoricinae* (vgl. S. 78 ff.) gezeigt, dass dieses Merkmal von grosser Bedeutung zu sein scheint. Aus diesem Grund glaube ich, muss man «*Sorex*» *gracilidens*, trotz überraschender Ähnlichkeiten, als möglichen Vorfahren der Anwiler Form ausschliessen. Ein weiterer Grund, anzunehmen, dass die beiden Formen zwei verschiedenen Entwicklungslinien angehören, scheint mir darin zu bestehen, dass die Entwicklung von «*S.*» *gracilidens* wie Fejfar 1966 gezeigt hat., offensichtlich in Richtung des ganz extrem spezialisierten *Allosorex stenodus* aus dem Oberpliozän Unterpleistozän von Ivanovce weist. Diese Art zeigt die bei «*S.*» *gracilidens* angedeuteten Spezialisierungen in noch ausgeprägterem Mass und besitzt auch einen Hypoconid-Hinterarm, der sich wie bei «*S.*» *gracilidens* mit dem Entoconid verbindet. Dieses Merkmal wird von Repenning 1967, in seiner, für den Einschluss von «*S.*» *gracilidens*, erweiterten Diagnose der Unterfamilie der *Allosoricinae*, aufgeführt. Aus diesem Grund kann *Soricide II* von Anwil, trotz grosser Übereinstimmung mit «*S.*» *gracilidens*, nicht in die Unterfamilie der *Allosoricinae* gestellt werden.

Auf der Suche nach Vergleichsstücken von «*Heterosorex*» bin ich in der Basler Sammlung auf einen isolierten Einzelzahn aus dem Pontien von Montredon gestossen, der zwar als «*Heterosorex*» bestimmt war, der jedoch zweifellos nicht in diese Gattung, sondern eher in die Nähe von *Soricide II* von Anwil gehört (vgl. Abb. 14c). Beim betreffenden Zahn handelt es sich um einen M_1 inf., der die gleichen Abweichungen vom Typus des gewöhnlichen Soricidenzahnes zeigt wie der besagte M_1 inf. von Anwil: Verlängerung des Trigonids, hohes, die andern Hügel weit überragendes Protoconid, Reduktion des labialen Cingulums. Unterschiede zum Anwiler Stück machen sich in der Grösse bemerkbar – der

Abb. 14 a «*Sorex*» *gracilidens* Viret & Zapfe, M_1 inf. sin., Coll. Dr. O. Fejfar (Prag), 7341/26, von labial, lingual und occlusal, Neudorf a. d. March
b *Soricide II*, M_1 inf. sin., Al. 117, von labial, lingual und occlusal, Anwil
c *Soricide* gen. et spec. indet, M_1 inf. sin., A. Mo. 219, von labial, lingual und occlusal, Montredon 25 :1

M_1 inf. von Montredon ist beträchtlich grösser –, in der Höhe des Protoconids, das in bezug auf die Zahnlänge verhältnismässig niedriger ist als beim Anwiler Zahn, und im untern Zahnrand auf der Labialseite, der weniger stark aufgewölbt ist. Der Hypoconid-Hinterarm zieht sich wie beim Anwiler Stück hinter das Entoconid und bildet ein kleines Hypoconulid. Was nun diesen Soriciden aus Montredon betrifft, so besteht vorderhand kein Grund, ihn als möglichen Nachfahren der Form von Anwil auszuschliessen. Jedenfalls entspricht dieser M_1 inf. recht gut den Vorstellungen, die man sich von einem etwas evoluierteren Stadium der Form von Anwil etwa machen kann.

Ein Vergleich dieses M_1 inf. von Montredon mit dem allerdings viel jüngeren *Allosorex* scheint zu zeigen, dass offenbar innerhalb der Soriciden eine ähnliche Spezialisierung in verschiedenen Entwicklungslinien verwirklicht wurde.

Zu den zwar ebenfalls in ähnlicher Weise spezialisierten Gattungen *Anourosorex* (China, rezent) und *Amblycoptus* (Unterpliozän, Ungarn) zeigt *Soricide II* von Anwil weniger Beziehungen. Der M_1 inf. dieser beiden Gattungen besitzt zwar auch ein langgestrecktes Trigonid, ein reduziertes Aussencingulum, und der Hypoconid-Hinterarm läuft hinter das Entoconid. Dagegen fehlt das hohe, klingenartige Protoconid, und der M_1 inf. ist allgemein niedriger and breiter. Ausserdem zeigen beide Gattungen eine Tendenz zur Exodaenodontie, die *Soricide II* von Anwil vollkommen fehlt. *Soricide II* scheint also eine neue Art zu sein. Wegen des zu geringen Materials wird auf eine Namengebung verzichtet.

Schliesslich noch etwas zur funktionellen Anpassung des M_1 inf. von *Soricide II:*

Sämtliche Abweichungen vom Typus des gewöhnlichen unteren Soricidenmolaren (Verlängerung des Trigonids, Usurfläche auf der Labialseite, hohes Protoconid, verkleinertes Metaconid und reduziertes Cingulum) scheinen in eine Richtung zu tendieren: die Vervollkommnung der schneidenden Funktion. Ganz ähnliche Adaptionen finden wir bei den Carnivoren, etwa in den Familien der *Canidae* oder *Viverridae* (vgl. *Semigenetta mutata* von Anwil). Daraus darf man wohl schliessen, dass auch die Ernährung von *Soricide II* vorwiegend carnivor gewesen ist. Bei Carnivoren geht die Verbesserung der sektorialen Funktion des M_1 inf. oft parallel mit einer Reduktion des Hintergebisses, vor allem des M_3. Formen mit verlängertem M_1 inf., wie *Allosorex*, *Anourosorex* oder *Amblycoptus* (bei der der M_3 ganz fehlt), zeigen, dass diese Reduktion des M_3 auch bei den Soriciden vorkommt, und man darf wohl annehmen, dass auch *Soricide II* einen stark reduzierten M_3 besessen hat.

UNTERFAMILIE HETEROSORICINAE Viret & Zapfe 1951

Schon seit längerer Zeit gibt es starke Meinungsverschiedenheiten systematischer und nomenklatorischer Art zwischen den einzelnen Autoren hinsichtlich der im Obermiozän recht häufigen grossen Soricidenformen, von denen auch in Anwil eine Art sehr gut belegt ist. Bevor ich meine eigenen Beobachtungen darlege, scheint es mir unerlässlich, einen Überblick über die Auffassungen der verschiedenen Autoren in bezug auf diese hochinteressanten Soriciden zu geben.

Historisches

1851 beschrieb Lartet von Sansan eine grosse Soricidenart und nannte sie *Sorex sansaniensis*. Auf Grund eines Mandibelfragmentes aus Reischenau bei Augsburg, dem mit Ausnahme des Incisiven alle Zähne fehlten, stellte Roger 1885 die Gattung und Art «*Trimylus schlosseri*» auf. Ein weiterer Beleg wurde 1915 von Gaillard aus La Grive beschrieben. Hauptsächlich wegen einer leichten Zähnelung des unteren Incisiven fühlte sich Gaillard veranlasst, diese Form aus La Grive von *Trimylus schlosseri* gattungs- und artmässig abzutrennen. Er nannte sie «*Heterosorex delphinensis*». 1928 äusserte Stromer die Vermutung, dass nicht nur *Trimylus* und *Heterosorex*, sondern auch Lartets *Sorex sansaniensis* derselben Art, *Trimylus schlosseri*, angehören. 1940 jedoch, nach dem Bekanntwerden der Funde von Viehhausen, zog Stromer dennoch die Existenz zweier Arten in Betracht.

Auf Grund der Differenzen an der Mandibel und am Incisiven unterscheidet Thenius 1951 zwei Arten: *Trimylus sansaniensis* Lartet und *Trimylus schlosseri* Roger. Viret & Zapfe dagegen vereinigten im gleichen Jahr alle zur Diskussion stehenden Formen unter einem Namen: *Heterosorex sansaniensis*. Sie folgen Simpson (1945) und sprechen dem Gattungsnamen *Trimylus* jede Gültigkeit ab, da Roger bei seiner Diagnose verschiedene Fehler unterlaufen sind, der Fossilrest zu dürftig und der Name nichtsbedeutend sei. In der Folge wird die Auffassung von Viret & Zapfe, dass es sich bei allen Formen des Obermiozäns um die gleiche Art handelt, nicht mehr angezweifelt, jedoch greift Doben-Florin (1964) unter Berufung auf die Priorität auf Rogers Gattungsnamen *Trimylus* zurück. Diesem Beispiel folgt Repenning 1967.

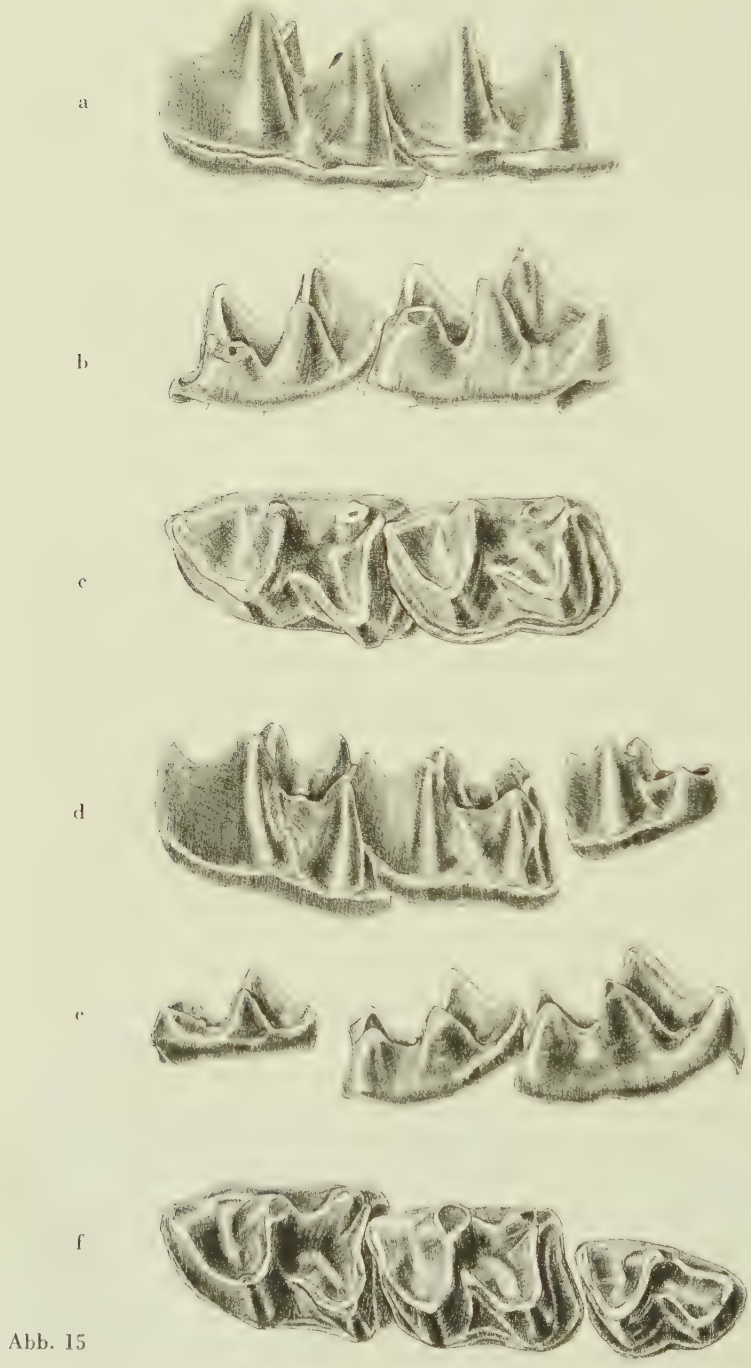


Abb. 15

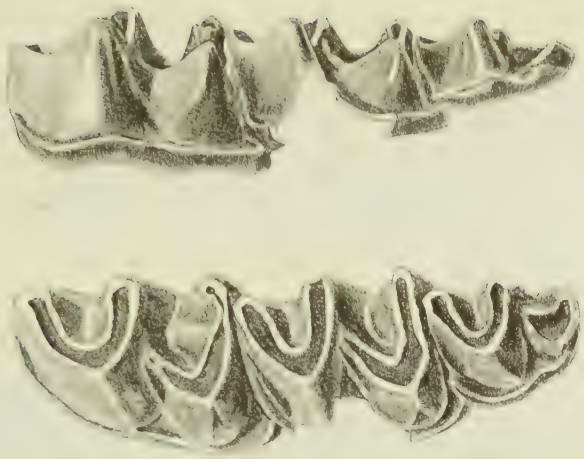


Abb. 15 a–c *Dinosorex sansaniensis* (Lartet) von Sansan, M_1–M_2 inf. sin., Ss. 887, von labial, lingual und occlusal
d–f *Dinosorex pachygnathus* nov. gen. et nov. spec. von Anwil, M_1–M_3 inf. sin., Al. 107, von labial, lingual und occlusal
g–h *Trimylus schlosseri* Roger, von Vermes (BE). M_1–M_3 inf. sin. (Coll. B. Engesser, V 2), von labial und occlusal 12:1

Bei Vergleichen der Form von Anwil mit denjenigen anderer Fundstellen bin ich auf gewisse Merkmale gestossen, mit deren Hilfe sich die recht verwirrende Situation in der Systematik der *Heterosoricinae* vielleicht etwas klären lässt. Zunächst einmal habe ich festgestellt, dass sich die Formen von Sansan und La Grive ganz erheblich unterscheiden (vgl. Abb. 16a und b).

Unterschiede zwischen den Formen von Sansan und La Grive[1]

Der meiner Meinung nach wichtigste Unterschied zwischen den beiden Formen zeigt sich in der hintern Innenecke von M_1 und M_2 inf.: Bei der Form von Sansan endigt der Hypoconid-Hinterarm hinter dem Entoconid und ist durch eine Rinne von diesem getrennt; bei der Form aus La Grive verbindet er sich direkt mit dem Entoconid (Viret & Zapfe: «Enfin, la crête postérieure du talonide joint directement l'hypo-

[1] Meine Kenntnis der Form von La Grive fusst allein auf den Beschreibungen von Gaillard (1915), Viret & Zapfe (1951) und den sehr guten Abbildungen in diesen Arbeiten.

conide à l'entoconide,...»). Dieses Merkmal scheint für die Systematik der Soriciden von grosser Bedeutung und allein schon eine generische Trennung der Formen von Sansan und La Grive zu rechtfertigen.

Der Einfachheit halber nenne ich im folgenden die direkte Verbindung von Hypoconid-Hinterarm und Entoconid «Modus A» (Modus von La Grive)[1], den Verlauf des Hypoconids hinter das Entoconid «Modus B» (Modus von Sansan, vgl. Abb. 15c und f).

Die Formen von Sansan und La Grive zeigen jedoch noch andere Unterschiede:

Während der hinterste Zwischenzahn des Oberkiefers von La Grive einen ungefähr dreieckigen Umriss hat und sich das Innencingulum ganz dicht an den zentralen Hügel anschliesst (vgl. Abb. 16a), besitzt der gleiche Zahn von Sansan einen eher viereckigen Umriss, und zwischen Zentralhügel und Innencingulum weitet sich eine grosse Grube aus (vgl. Abb. 16b). Infolgedessen liegt der Haupthügel beim Zahn von La Grive ziemlich in der Zahnmitte, bei demjenigen von Sansan am äussern Zahnrand. Ausserdem finden sich im Cingulum dieses hintersten oberen Zwischenzahnes von Sansan zwei Erhebungen, eine vordere grössere und eine hintere kleinere, von denen beim Zahn von La Grive keine Spur zu sehen ist. Schliesslich scheint die Aussenfassade des zur Diskussion stehenden Zahnes von La Grive ziemlich gerade zu sein, während sie beim Zahn von Sansan hinter dem Zentralhügel eine kräftige Einbuchtung zeigt.

Auch die oberen Molaren lassen Unterschiede erkennen: M_1 und M_2 sup. von Sansan besitzen ein deutlich gespaltenes Mesostyl; nach der Abbildung von Viret & Zapfe (1951, Fig. 11, S. 123) besitzen die ersten beiden oberen Molaren von La Grive ein ungeteiltes Mesostyl. (Dafür kann allerdings der Grad der Abkauung verantwortlich sein, und um in dieser Hinsicht sicher zu gehen, müsste Originalmaterial verglichen werden können). Wie beim hintersten Zwischenzahn ist auch bei den oberen Molaren von Sansan der Talon wesentlich breiter als derjenige der Molaren von La Grive. Die beiden Innenhügel sind bei den oberen Molaren von Sansan ebenfalls stark entwickelt, während sie bei denjenigen aus La Grive stark reduziert sind, ja fast nur noch als eine Art Cingulum erscheinen (vgl. Abb. 16a). Zudem liegen bei den M sup. von La Grive die beiden Aussenhügel ziemlich in der Zahnmitte, bei jenen von Sansan nahe am äussern Zahnrand.

[1] Da mir von La Grive kein Material zur Verfügung steht, wird als Beispiel für den Modus A eine Mandibel aus Vermes (BE) abgebildet (vgl. Abb. 15g und h).

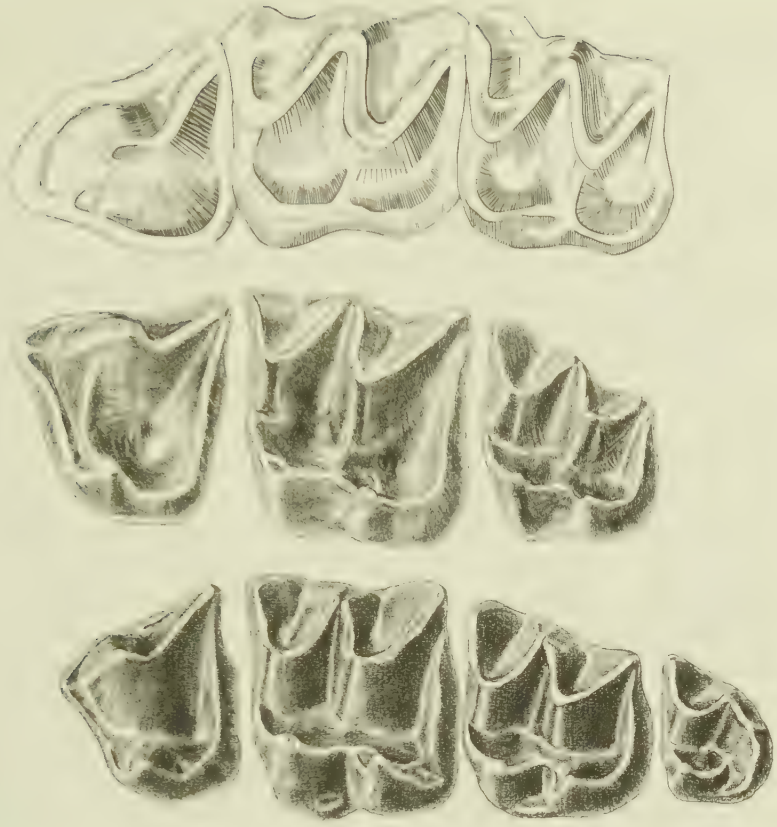


Abb. 16 a *Trimylus schlosseri* ROGER von La Grive. P_4–M_2 sup. sin., L. Gr. 209a (nach VIRET & ZAPFE) zirka 12:1
b *Dinosorex sansaniensis* (LARTET) von Sansan, P_4–M_2 sup. sin. (zusammengesetzt, P_4: Ss. 901 [invers], M_1: Ss. 6687, M_2: Ss. 899) 12:1
c *Dinosorex pachygnathus* nov. gen. et nov. spec. von Anwil, P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt, P_4: Al. 108, M_1: Al. 109, M_2: Al. 110, M_3: Al. 111) 12:1

Auch das Verhältnis der beiden vorderen oberen Molaren untereinander ist bei den zwei Formen nicht das gleiche: Bei der Form aus La Grive unterscheiden sich die beiden Zähne kaum, weder in der Grösse noch in der Umrissform; bei der Form aus Sansan jedoch ist der M_2 viel schmäler als der M_1 und nach hinten sehr stark abgeschrägt. In der Aussenwand des M_1 unterscheiden sich die beiden Formen ebenfalls: Die Mesostylschlinge ist bei der Form von La Grive nicht unterbrochen und liegt in einem gewissen Abstand vom Aussenrand. Beim M_1 sup. von

Sansan reicht die Mesostylschlinge bis an den Labialrand oder um weniges über diesen hinaus. Zudem ist hier das Mesostyl stets aufgeschnitten.

Schliesslich sei noch auf einen Unterschied an der hintern Partie der Mandibel hingewiesen: Während der Ramus ascendens der Form von Sansan fast senkrecht aufsteigt und sich im Proc. coronoideus allmählich nach hinten krümmt, steigt er bei der Form aus La Grive weniger steil auf, macht dann aber im Proc. coronoideus zunächst eine kleine Biegung nach vorn (vgl. Abb. 18c und Gaillard 1915, S. 4, Fig. 4 und 5).

Aus diesem Vergleich der Formen von Sansan und La Grive dürfte wohl klar werden, dass eine generische Trennung gerechtfertigt ist.

Kriterium für eine Aufteilung des Genus *Trimylus*

Für die Aufteilung des Genus *Trimylus* in zwei selbständige Genera scheint mir, wie bereits erwähnt, der Verbindungsmodus von Hypoconid-Hinterarm und Entoconid an den unteren Molaren ausschlaggebend. Wie mir Vergleiche an rezenten und fossilen Soriciden gezeigt haben, ist dieses Merkmal sehr stabil und unterliegt kaum Variationen innerhalb einer Population. Auch U. Doben-Florin (1964, S. 61) hat gezeigt, dass die Verbindungsart von Hypoconid-Hinterarm und Entoconid bei Soriciden weitgehend gattungstypisch ist. Weiterhin bestärkt in der Auffassung, dass dieses Merkmal systematisch von grosser Bedeutung ist, werde ich durch Erfahrungen in der Systematik der *Chiroptera:* In dieser Ordnung ist dasselbe Merkmal oftmals familientypisch. Eine direkte Verbindung des Hypoconid-Hinterarms mit dem Entoconid (Modus A) beispielsweise habe ich nur in den Familien der *Vespertilionidae* und *Noctilionidae* vorgefunden, niemals jedoch bei den *Rhinolophidae*. Ein weiterer Hinweis auf den systematischen Wert dieses Merkmals scheint mir zu sein, dass es funktionell bedeutungslos ist. Erfahrungsgemäss unterliegen funktionell wichtige Einzelheiten im Skelett und im Zahnbau (etwa Kronenhöhe, Anzahl der Zwischenzähne) viel stärkeren Variationen und sind deshalb für die Systematik weniger brauchbar. Schliesslich gibt es auch einen praktischen Grund, weshalb sich dieses Merkmal als Kriterium für die gattungsmässige Trennung besonders eignet: Von den meisten *Heterosoricinae* sind nur Mandibelfragmente mit den Molaren bekannt, deshalb lässt sich die Situation im Talonid der unteren Molaren, im Gegensatz zu Unterschieden etwa im Oberkiefer oder an der Hinterpartie der Mandibel, meist leicht kontrollieren.

Repenning vertritt zwar die Ansicht (1967, S. 10/11), dass sich der Hypoconid-Hinterarm von M_1 und M_2 inf. bei geologisch jungen Formen der Gattung *Trimylus* immer stärker mit dem Entoconid verbindet und dieses letztlich verschwindet. Dies mag für amerikanische Formen zutreffen, die ich nur von Beschreibungen und Abbildungen kenne. In Europa jedoch zeigen gerade die jüngsten bekannten Vertreter der *Heterosoricinae*, z. B. die Formen von Can Llobateres und Anwil, an M_1 und M_2 inf., einen Hypoconid-Hinterarm, der deutlich hinter dem Entoconid frei endigt. Bestimmt wesentlich ältere Formen dagegen, etwa diejenige von Neudorf, zeigen ein Entoconid, das mit dem Hypoconid-Hinterarm verschmolzen ist. Dieser Umstand scheint mir eher auf die Existenz zweier selbständiger Linien hinzudeuten als darauf, dass sich das besagte Merkmal im Laufe der Zeit vom einen Modus zum andern entwickelt hätte. Für das Bestehen zweier Linien spricht auch die Tatsache, dass bis heute keine Formen bekannt sind, die einen intermediären Typus zwischen den beiden Verbindungsmodi (A und B) verwirklicht hätten.

Nach dem Verlauf des Hypoconid-Hinterarmes an den ersten beiden unteren Molaren lassen sich die *Heterosoricinae* folgendermassen aufteilen:

Modus A:	Modus B:
(direkte Verbindung von Hypoconid-Hinterarm mit dem Entoconid)	(Hypoconid-Hinterarm läuft hinter das Entoconid)
Die Formen von:	Die Formen von:
La Grive	Sansan
Neudorf	Anwil
Vermes	Can Llobateres
Viehhausen	
Grosslappen	
Ausserdem:	Ausserdem:
Trimylus roperi (Colorado)	*T. neumayrianus* (Eckingen bei Ulm)
	T. neumayrianus subsequens (Wintershof-West)
	T. aff. neumayrianus (Rickenbach, SO)
	T. dakotensis (Bennet County, S. Dakota)
	T. compressus (Colorado und Nebraska)

Die Vertreter der amerikanischen Gattung *Domnina* weisen ebenfalls den Modus B auf. Sehr interessant ist, dass, wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich, sowohl in Nordamerika wie in Europa beide Modi verwirklicht sind. Ob eine direkte verwandtschaftliche Beziehung zwi-

schen den Formen der beiden Kontinente anzunehmen ist oder ob die Übereinstimmungen als Parallelentwicklungen zu erklären sind, lässt sich vorderhand nicht entscheiden.

Ich möchte nun vorschlagen, die verschiedenen Formen, je nach ihrem Verlauf des Hypoconid-Hinterarms, in zwei verschiedene Gattungen zu stellen. Dabei werfen sich jedoch heikle nomenklatorische Probleme auf:

Welcher der beiden Gruppen entspricht ROGERS Form aus Reischenau, deren Namen «*Trimylus*», trotz fehlerhafter Diagnose und Unvollständigkeit des Typusexemplares, laut Prioritätsgesetz leider Gültigkeit hat? Diese Frage lässt sich ohne neue Funde an der Typuslokalität kaum entscheiden. Die von STROMER 1928 hervorgehobene Übereinstimmung mit der Form von Grosslappen und das Auftreten von Formen, die ausschliesslich dem Typus A angehören, an den der Typuslokalität nächstliegenden Fundstellen Grosslappen und Viehhausen stellen Hinweise dafür dar, dass die Form von Reischenau zur Gruppe A gehören könnte. Deshalb schlage ich vor, die Formen der Gruppe A, falls sich nicht durch Neufunde in Reischenau neue Erkenntnisse ergeben, weiterhin unter dem Gattungsnamen *Trimylus* zu vereinigen, obwohl der Name «*Heterosorex*», der sich bestimmt ebenfalls auf die Gruppe A bezieht, viel treffender und die Art von La Grive als Genotypus viel besser belegt wäre. Ob die europäischen Formen dieser Gattung alle zur gleichen Art, *T. schlosseri*, gehören, lässt sich wohl erst entscheiden, wenn vollständigere Reste und vor allem die Oberkieferbezahnung der einzelnen Formen bekannt sind.

Da bisher für keine der in der Gruppe B vereinigten Arten ein Gattungsname aufgestellt worden ist, schlage ich vor, die Gattung *Dinosorex* zu nennen.

DINOSOREX NOV. GEN.

DERIVATIO NOMINIS: *δεινός* — griechisch: schrecklich, wegen des schrecklichen Vordergebisses, verglichen mit dem das Gebiss etwa eines Löwen oder Tigers, wenn man von der Grösse absieht, recht harmlos erscheint.

Genotypus: *Dinosorex sansaniensis* (LARTET) von Sansan.

Diagnose: Vertreter der Unterfamilie der *Heterosoricinae* (Diagnose vgl. REPENNING 1967, S. 7) mit pigmentierten Zahnspitzen, zwei Zwischenzähnen im Unterkiefer, wobei der vordere grösser ist als der

hintere. Ähnlich *Trimylus*, jedoch Hypoconid-Hinterarm von M_1 und M_2 inf. deutlich hinter das Entoconid verlaufend und meist durch eine Rinne von diesem getrennt.

DINOSOREX PACHYGNATHUS NOV. GEN. NOV. SP. (SORICIDE III VON ANWIL)

Material:
Mand. sin.: J_2, Z_1, M_1–M_3
Mand. sin.: M_1–M_3
Mand. dext.: J_2, Z_1, M_2
Mand. dext.: J_2, Z_1, M_1–M_2
165 Einzelzähne
14 Fragmente

Diagnose: Vertreter der Gattung *Dinosorex* mit massigem Unterkiefer und grossen Incisiven. Molaren dagegen verhältnismässig klein. Talonidsenke der unteren Molaren lingualwärts durch einen Grat abgeschlossen, der Meta- und Entoconid verbindet. Hinteres Cingulum von M_1 und M_2 sehr kräftig. Hinterster Zwischenzahn des Oberkiefers im Verhältnis zu den Molaren klein. M_1 sup. mit nahezu gerader Aussenseite, ohne Verlängerung der Aussenecken. M_1 und M_2 sup. mit gespaltenem Mesostyl. Aussenhügel ziemlich stark im Zahninnern gelegen, Innenseite mit kräftiger Einbuchtung und kleinem Absatz zwischen den beiden Innenhügeln. M_3 sup. im Vergleich zu M_1 relativ gross, Aussenseite wenig abgeschrägt. Ramus ascendens der Mandibel steil ansteigend, Proc. coronoideus nach hinten gebogen.

DERIVATIO NOMINIS: pachygnathus: plumpkieferig (παχύς griechisch: plump, massig; γναθός griechisch: der Kiefer).

HOLOTYPUS: Mand. dext. mit J_2, Z_1 und Z_2, M_1, M_2. Al. 105 (Abb. 17a und b).

Masse der Zähne des Holotypus:

J_2:	6,90 × 2,36 mm (Länge × Höhe)	M_1:	2,72 × 1,80 mm
Z_1:	1,64 × 1,32 mm	M_2:	2,32 × 1,74 mm
Z_2:	0,80 × 0,96 mm		

TYPUSLOKALITÄT: Anwil.

Beschreibung des Holotypus (vgl. Abb. 17a und b)

Rechtes Mandibelstück mit, abgesehen vom M_3, kompletter Bezahnung; die hintere Partie fehlt. Der Mandibelknochen besitzt eine ausserordentlich grosse Höhe: 3,65 mm unter M_1, 3,45 mm unter M_2 und 2,88 mm unter M_3 (Vergleichszahlen eines Stückes von Sansan: 3,30 mm unter M_1, 2,80 mm unter M_2 und 2,64 mm unter M_3). Unter dem Talonid

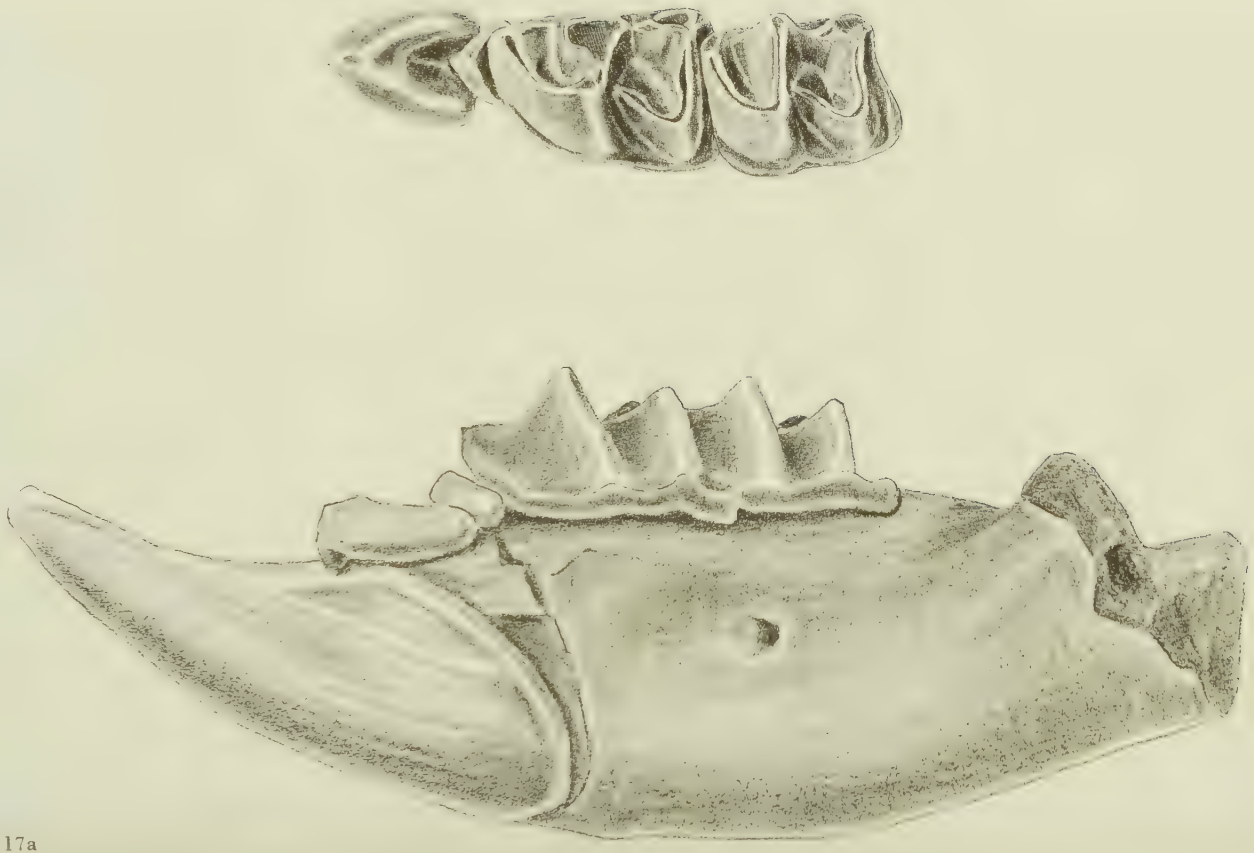
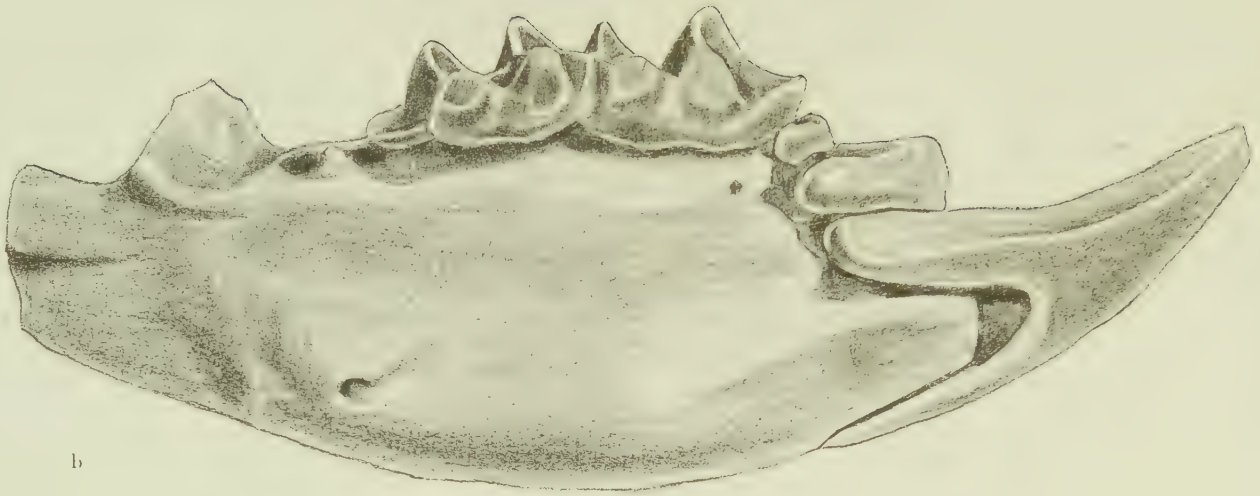


Abb. 17a



b

Abb. 17 *Dinosorex pachygnathus* nov. gen. et nov. spec. von Anwil. Holotypus Mand. sin. (invers). Z_1 M_2. Al. 105.
a Zahnreihe von occlusal. Mandibel von labial
b Mandibel von lingual

12:1

von M_1 ist die Mandibel am höchsten. Die grösste Breite weist der Mandibelknochen etwas hinter dem M_3 auf (2.55 mm). Das Foramen mentale befindet sich unter dem Protoconid von M_2. Auf der Innenseite ist ein weiteres Foramen (For. mandibulare) unterhalb des M_3 zu erkennen. Der mächtige Incisiv reicht mit seinem Hinterrand der Krone auf der Aussenseite bis unter das Protoconid von M_1. Der vordere Zwischenzahn sitzt mit seinem Vorderteil auf dem Incisiven. Er zeigt hinten eine starke Einbuchtung, in welche der kleinere, hintere Zwischenzahn eingelassen ist. Die Wurzel des hintern Zwischenzahnes reicht unter den M_1. Dieser zeigt ein Protoconid, das alle andern Hügel an Höhe übertrifft. Das Cingulum, das sich der ganzen Aussen- und Hinterseite von M_1 und M_2 entlang zieht, erreicht seine grösste Breite an der hintern Aussenecke der Zähne. Die Talonidgrube von M_1 und M_2 ist gegen lingual durch einen Wall abgeschlossen, der Meta- und Entoconid verbindet. Der Hypoconid-Hinterarm der beiden Molaren verläuft, wie für die Gattung *Dinosorex* typisch, hinter das Entoconid. Bei genauem Hinsehen lassen die Spitzen der Molaren Spuren der ursprünglichen Pigmentierung erkennen. Die Zahnreihe verläuft zur Längsachse der Mandibel nicht parallel, sondern ist leicht schräg.

Vergleich mit *Dinosorex sansaniensis* von Sansan

Verglichen mit der Art aus Sansan wirkt diejenige von Anwil wesentlich plumper. Sie besitzt zwar deutlich kleinere Molaren (vgl. Diagramme 2 und 3), der Mandibelknochen und die Incisiven sind jedoch viel massiger (vgl. Abb. 18–20 und Diagramme 4–6). Ein klarer Unterschied zeigt sich an den beiden vorderen unteren Molaren: Während die Talonidgrube bei der Form von Sansan lingual offen ist, wird sie bei den M inf. von Anwil durch einen Grat, der Meta- und Entoconid verbindet, abgeschlossen (vgl. Abb. 15b und e). Der hinterste Zwischenzahn des Oberkiefers (P_4) ist im Verhältnis zum ersten Molaren bei der Form von Anwil deutlich kleiner (vgl. Abb. 16c). Die Senke lingual vom Zentralhügel ist beim P_4 von Sansan viel geräumiger und weiter. Das Aussencingulum ist beim gleichen Zahn von Anwil durchgehend, beim P_4 von *D. sansaniensis* nicht. Auch in den oberen Molaren unterscheiden sich die beiden Formen durch eine ganze Reihe von Merkmalen (vgl. Abb. 16): Der M_1 sup. von Sansan zeigt einen nahezu quadratischen Umriss; der entsprechende Zahn von Anwil ist etwas breiter als lang. Die Labialseite des gleichen Zahnes zeigt bei *D. sansaniensis* zwei deutliche Einbuchtungen auf der Höhe der Aussenhügel, ausserdem ist die vordere und die hintere Aussenecke zipfelartig ausgezogen. Beim M_1 sup. von

Abb. 18 Vergleich der Mandibeln von:
a *Dinosorex pachygnathus* von Anwil (Al. 104)
b *Dinosorex sansaniensis* von Sansan (Ss. 603, invers) 6:1

Anwil jedoch ist die Labialseite fast gerade, die Aussenecken zeigen keine Verlängerungen. Para- und Metaconus liegen bei den zwei vorderen Molaren aus Anwil weiter lingual als bei den Zähnen aus Sansan. Während die Innenseite der Anwiler M_1 und M_2 eine kräftige Einbuchtung mit einem kleinen Absatz zwischen den beiden Innenhügeln aufweist, ist die Lingualseite der Molaren von Sansan nur sanft eingebuchtet. Der M_2 von Sansan ist im Verhältnis zum M_1 kleiner und schmäler und hat

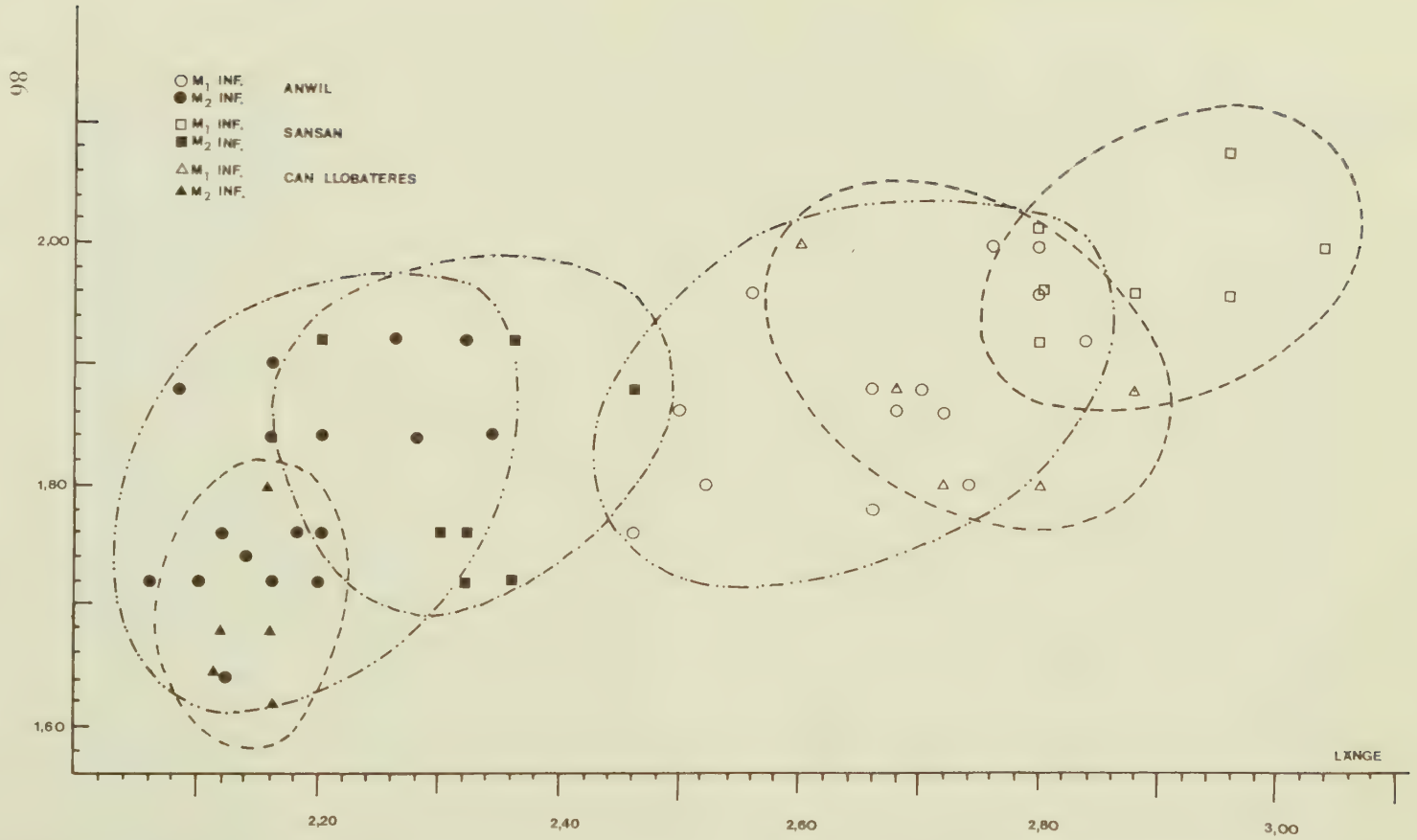


Diagramm 2 Grössenvergleich der ersten beiden unteren Molaren von *Dinosorex* aus Anwil, Sansan und Can Llobateres.

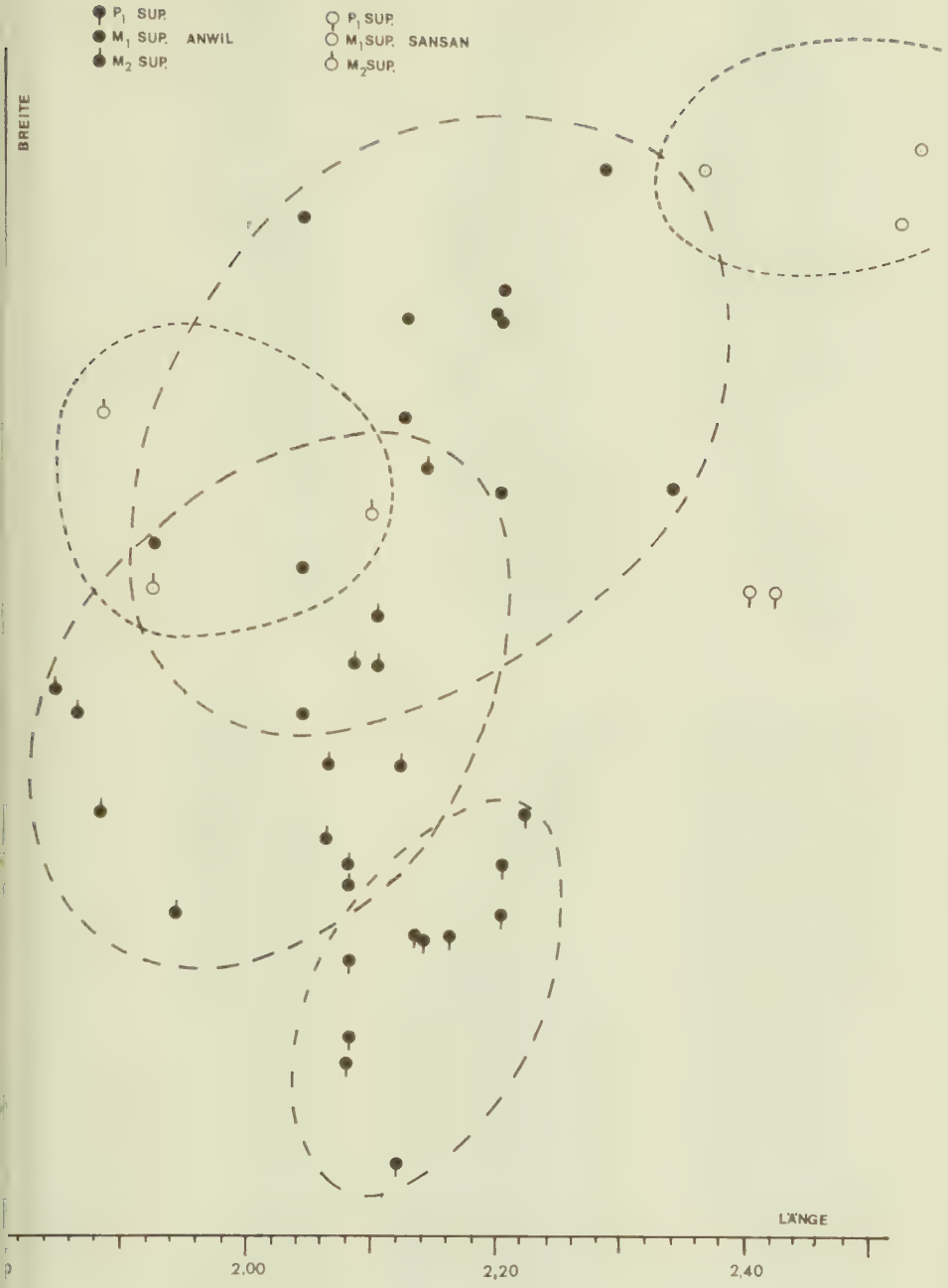


Diagramm 3 Grössenvergleich der ersten beiden oberen Molaren und des hintersten Prämolaren von *Dinosorex pachygnathus* aus Anwil und *Dinosorex sansaniensis* aus Sansan.

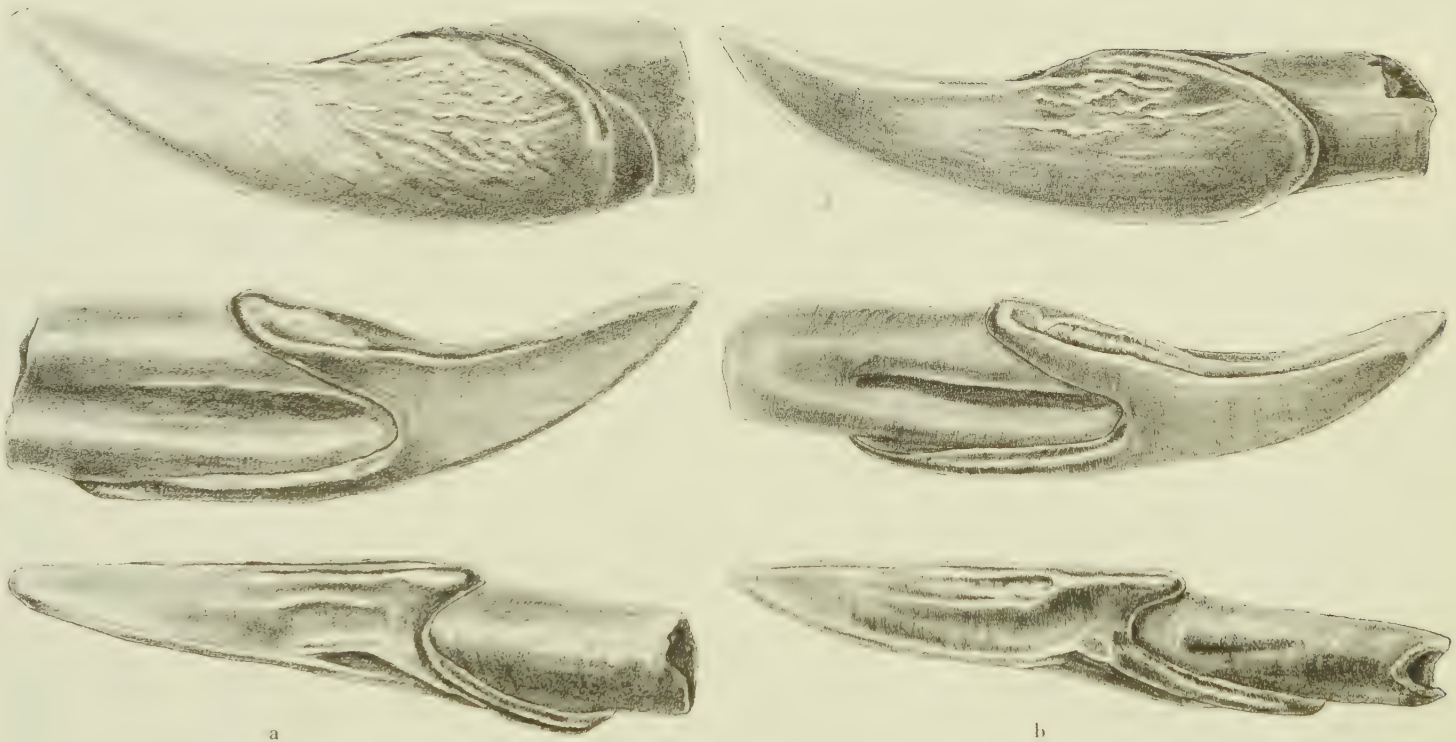


Abb. 19 Vergleich der unteren Incisiven in drei Ansichten (aussen, innen und oben) von:
a *Dinosorex pachygnathus* von Anwil (Al. 112)
b *Dinosorex sansaniensis* von Sansan (Ss. 605)

12:1

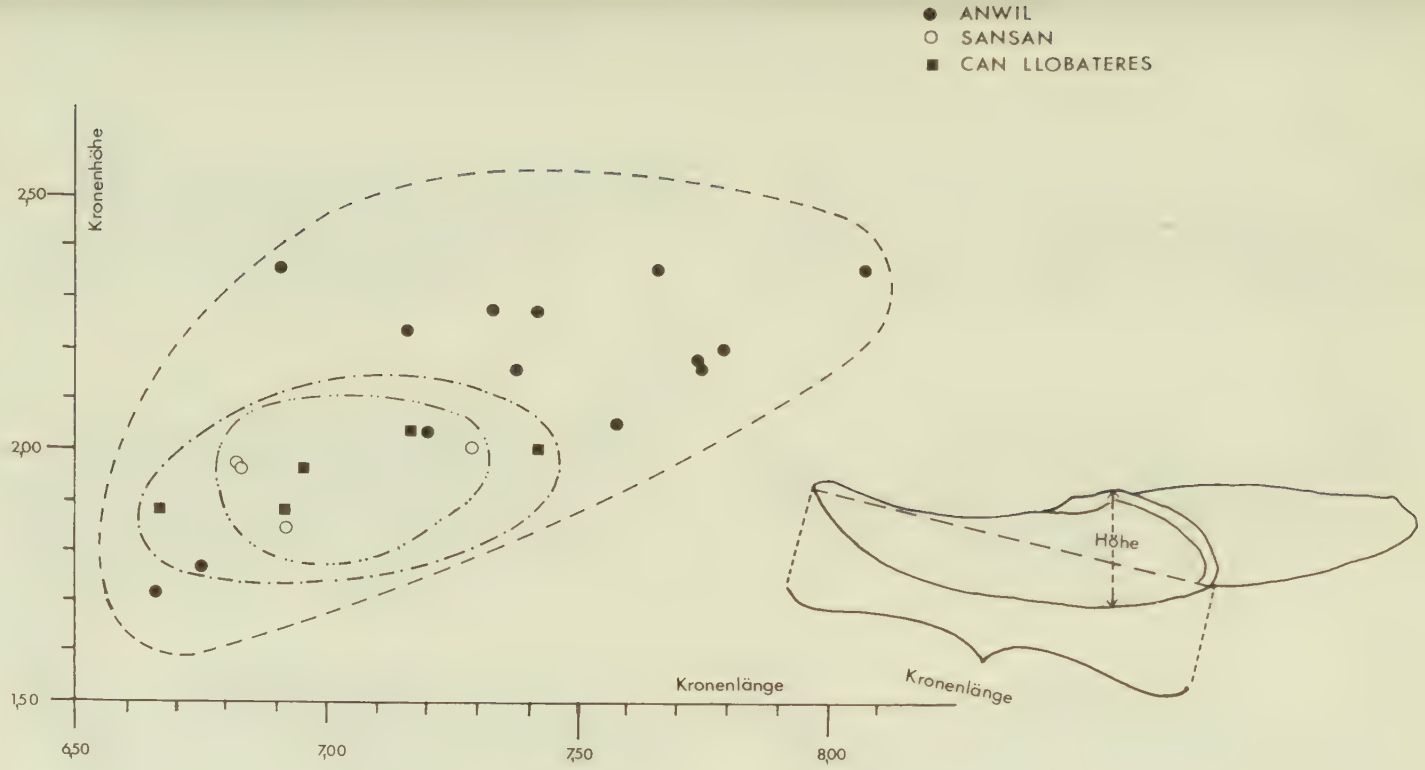


Diagramm 1 Vergleich der unteren Incisiven von *Dinosorex* aus Anwil, Sansan und Can Llobateres.

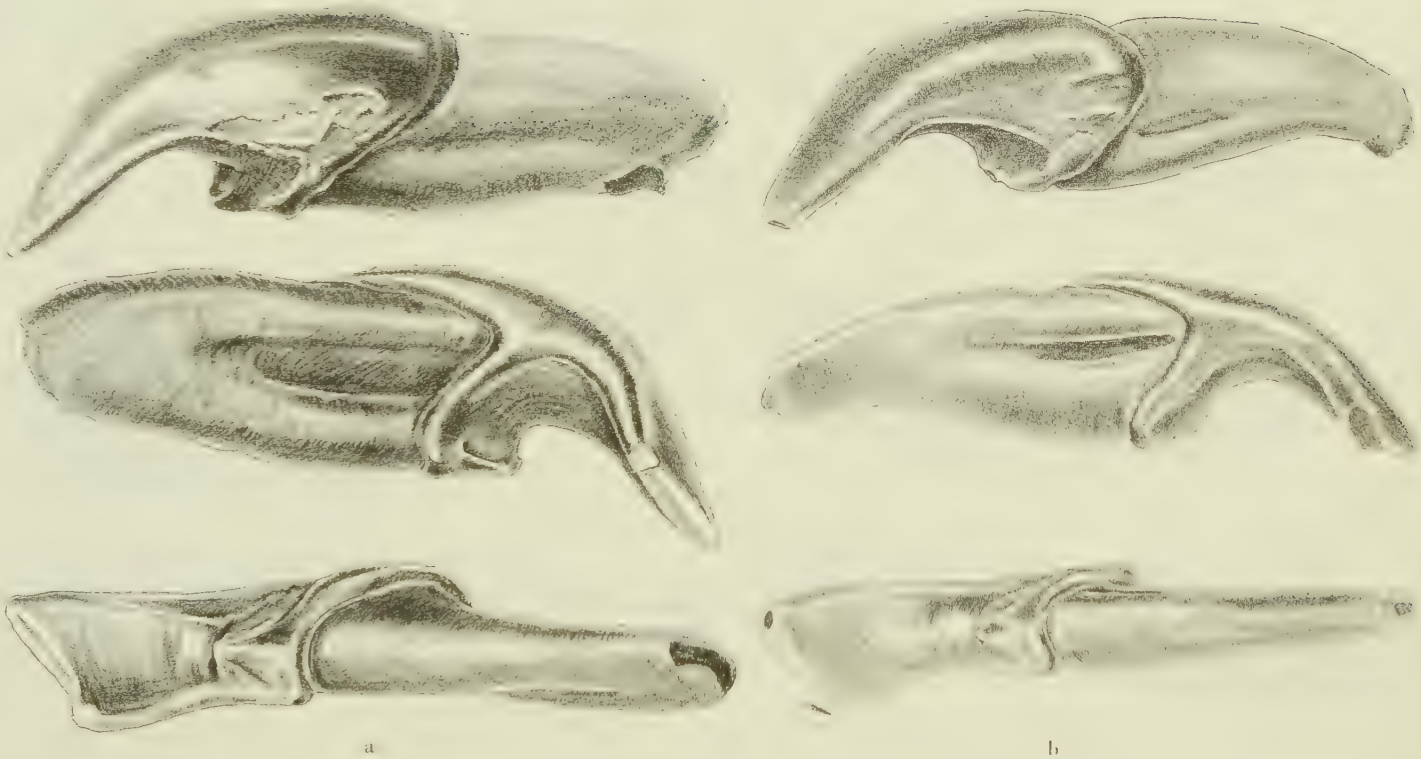


Abb. 20 Vergleich der oberen Incisiven in drei Ansichten (aussen, innen und unten) von:
a *Dinosorex pachygnathus* von Anwil (Al. 113)
b *Dinosorex sansaniensis* von Sansan (Ss. 6686)

12:1

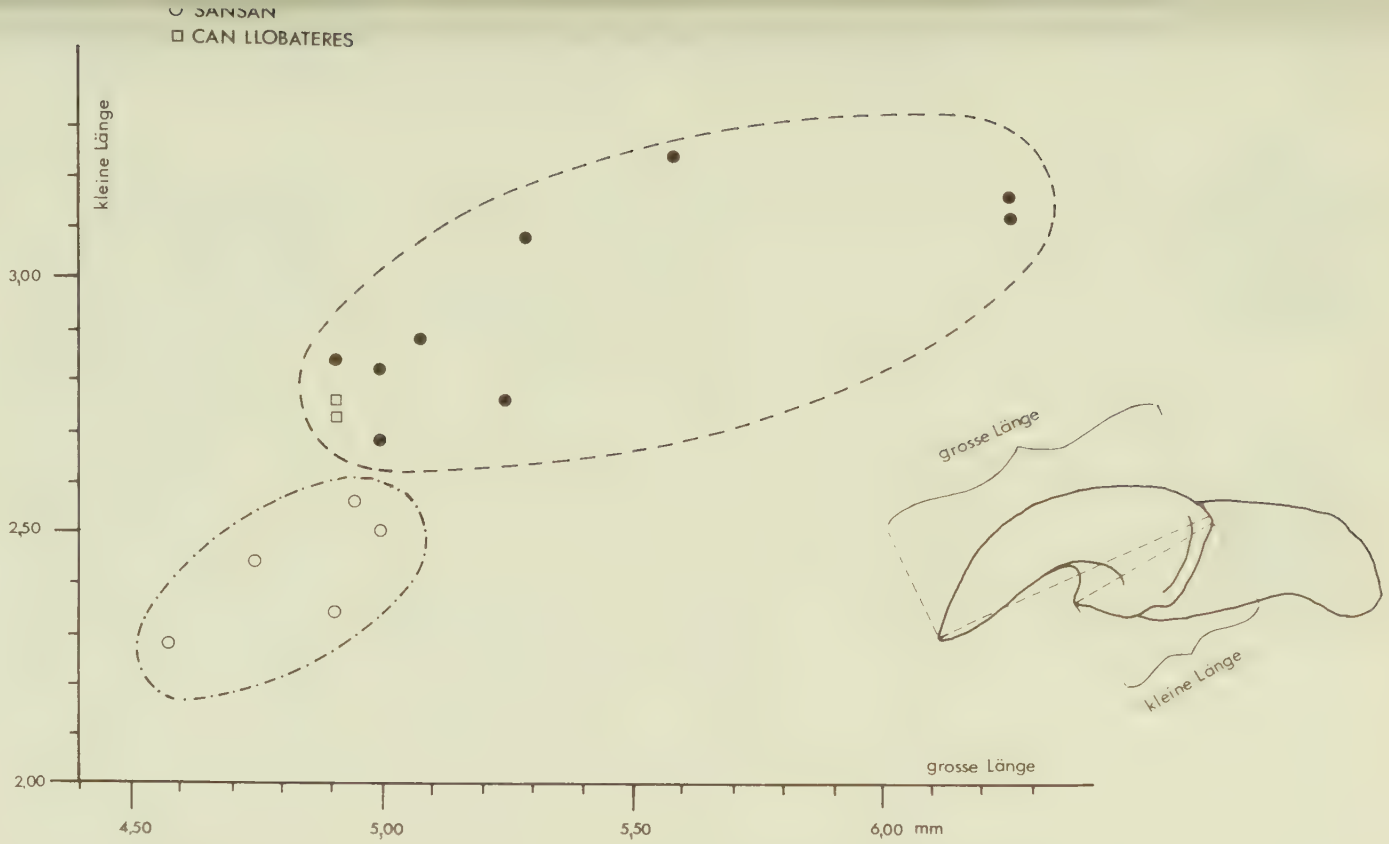


Diagramm 5 Vergleich der oberen Incisiven von *Dinosorex* aus Anwil, Sansan und Can Llobateres.

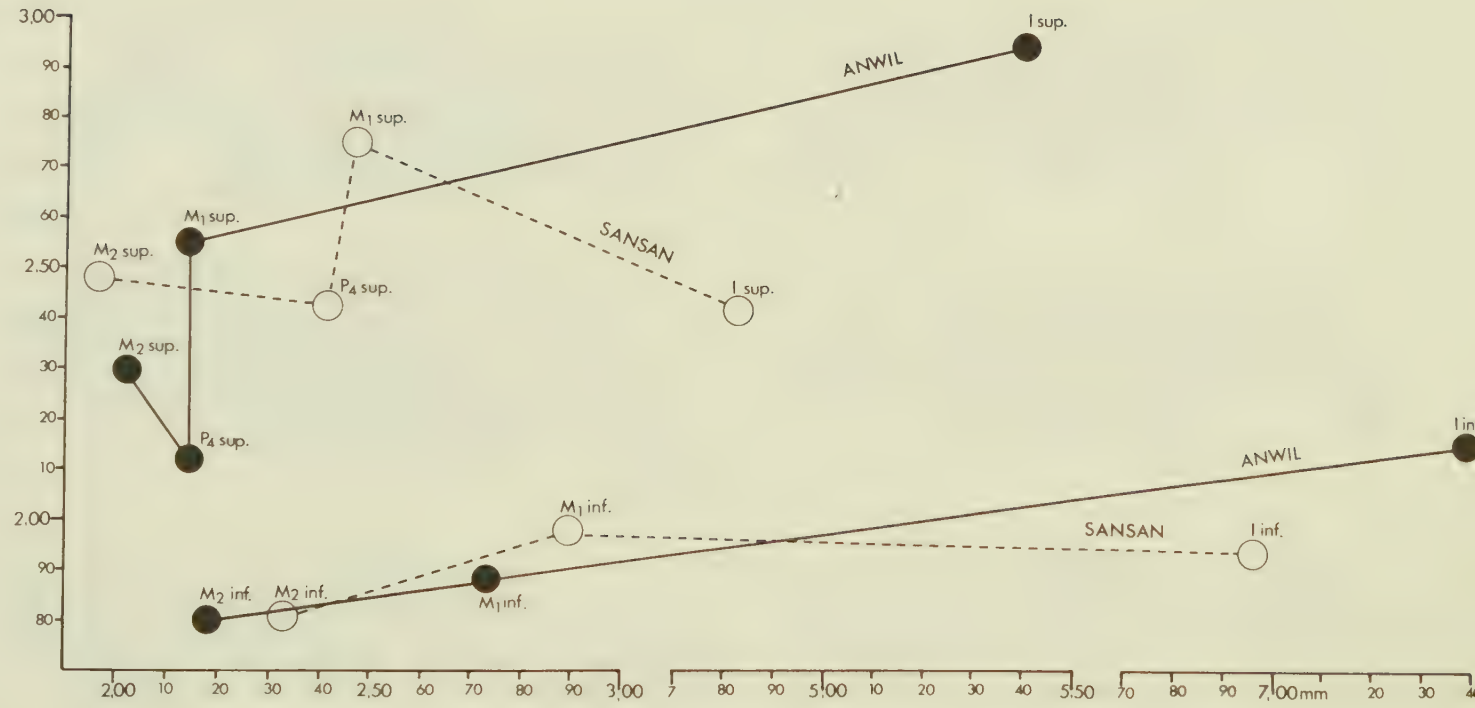


Diagramm 6 Durchschnittswerte der Zahnmasse von *Dinosorex* aus Anwil und Sansan.

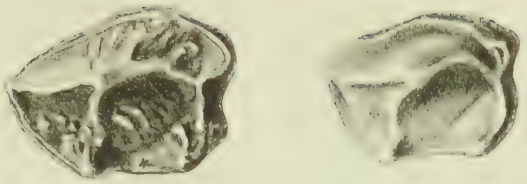


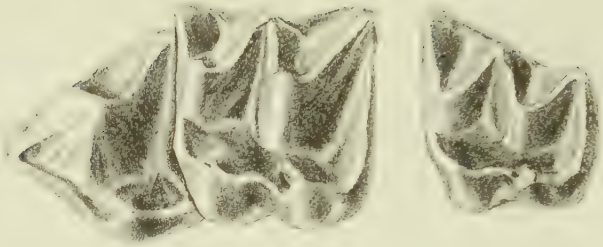
Abb. 21 Vergleich des vordersten oberen Zwischenzahnes von
links: *Dinosorex pachygnathus* von Anwil (Al. 454)
rechts: *Dinosorex sansaniensis* von Sansan (Ss. 903, invers) 12:1

eine stärker abgeschrägte Aussenseite als bei der Anwiler Art. Schliesslich sind die Gruben zwischen den Hügeln der obern Molaren bei *D. pachygnathus* enger und eher kantig, bei *D. sansaniensis* weiter und eher gerundet. In der folgenden Tabelle sind diese Unterschiede nochmals zusammengefasst:

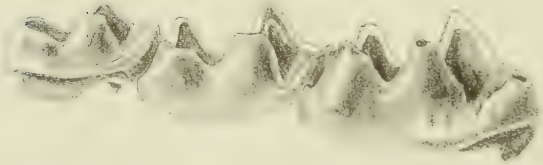
Tabelle 2

	D. pachygnathus	*D. sansaniensis*
M inf.	Talonidgrube gegen lingual abgeschlossen.	Talonidgrube lingual offen.
P_4 sup.	Im Vergleich zum M_1 klein. Zentrale Senke eng. Aussencingulum durchgehend.	Nahezu gleich gross wie M_1. Zentrale Senke weit. Aussencingulum unterbrochen.
M_1 sup.	Deutlich breiter als lang. Aussenseite fast gerade. Aussenecken nicht verlängert.	Nahezu quadratisch. Aussenseite mit zwei deutlichen Einbuchtungen auf der Höhe der Aussenhügel. Aussenecken zipfelartig verlängert.
M_1 und M_2 sup.	Kleiner als in Sansan. Aussenhügel weiter im Zahninnern. Innenseite mit starker Einbuchtung und kleinem Absatz zwischen den Innenhügeln	Grösser als in Anwil. Aussenhügel weiter labial. Innenseite mit nur schmaler Einbuchtung, ohne Absatz
M_2 sup.	Gross im Verhältnis zum M_1. Aussenseite wenig abgeschrägt.	Im Verhältnis zum M_1 eher klein. Stärker abgeschrägt.
J. inf., J. sup. und Mandibelknochen	Grösser als in Sansan.	Kleiner als in Anwil.

a



b



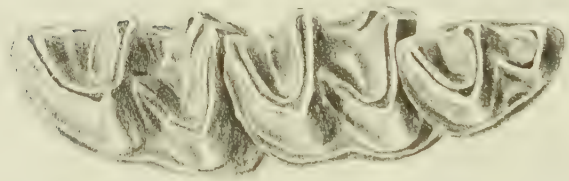


Abb. 22 *Dinosorex aff. sansaniensis* von Can Llobateres.
a P_4 M_2 sup. sin., (P_4 M_1: C. Ll. 12, M_2: C. Ll. 13)
b M_1 M_3 inf. sin. (C. Ll. 14), von labial, lingual und occlusal 12:1

Dinosorex von Can Llobateres

Die Form von Can Llobateres (vgl. Abb. 22) nimmt gewissermassen eine Zwischenstellung zwischen *D. pachygnathus* und *D. sansaniensis* ein. In den oberen Molaren zeigt sie Merkmale, die für *D. sansaniensis* charakteristisch sind: verhältnismässig grosser hinterster Zwischenzahn, M_1 mit leicht verlängerten Aussenecken, M_2 im Verhältnis zum M_1 klein, mit

stark abgeschrägter Aussenseite. In den unteren Molaren dagegen besitzt diese spanische Form einen Wall, der die Talonidsenke gegen lingual abschliesst, wie er für *D. pachygnathus* von Anwil typisch ist. Auch grössenmässig drückt sich die Zwischenstellung der Form von Can Llobateres aus: Der M_1 inf. stellt sich im Längen-Breiten-Diagramm zwischen die entsprechenden Zähne von Anwil und Sansan (vgl. Diagramm 2); der M_2 inf. entspricht grössenmässig eher demjenigen von Anwil; der obere und der untere Incisiv entsprechen den Zähnen von Sansan (vgl. Diagramme 4 und 5). Da die Übereinstimmungen mit der Form von Sansan überwiegen, bezeichne ich diejenige von Can Llobateres als *D. aff. sansaniensis*.

FAMILIE DIMYLIDAE Schlosser 1887

Die Dimyliden sind eine hochinteressante, ausgestorbene Insektenfresser-Familie, deren Vertreter sich fast ausschliesslich durch den Besitz von nur zwei Molaren, sowohl im Ober- wie im Unterkiefer, auszeichnen und die ausserordentlich bizarre Formen hervorgebracht hat. Die Dimyliden sind vom Stampien bis ins untere Pliozän (Pontien) bekannt und scheinen in ihrer geographischen Verbreitung ausnahmslos auf Europa beschränkt zu sein.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen zu andern Insektenfresser-Familien ist man sich noch nicht im klaren. Wurden die *Dimylidae* früher oft mit den Talpiden in Zusammenhang gebracht (Gaillard 1899, Villalta & Crusafont 1944), so scheint sich, seit bekannt ist, dass sie, im Gegensatz zu den Talpiden, ein Milchgebiss ausbilden, immer mehr die Einstufung in die Nähe der *Erinaceidae* (Schlosser 1887, Simpson 1945), die ebenfalls Milchzähne besitzen, durchzusetzen.

In Anwil wurden zwei Gattungen mit je einer Art gefunden, die zwei verschiedenen Unterfamilien angehören: den *Plesiodimylinae* Hürzeler 1944[1] und den *Cordylodontinae* Wegner 1913. Während Hürzeler für sämtliche Dimyliden annahm, dass sie malakophag waren, also von Mollusken lebten, hält dies Müller (1967) nur von der Unterfamilie der *Cordylodontinae* für wahrscheinlich.

[1] Hürzeler hat *Plesiodimylus* 1944 in eine eigene Unterfamilie, die *Plesiodimylinae*, gestellt. Müller glaubt jedoch *Plesiodimylus* von *Dimylus* herleiten zu können und greift auf die alte Einteilung von Wegner (1913) zurück, wonach *Plesiodimylus* in die Unterfamilie der *Dimylinae* gehört.

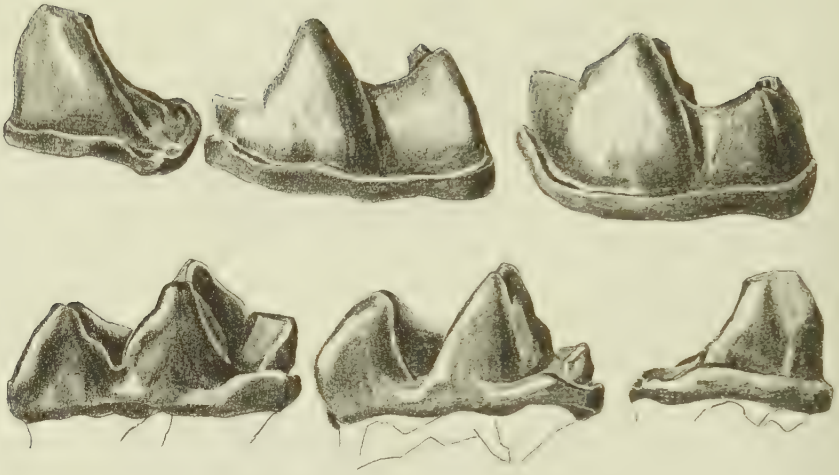


Abb. 23 *Plesiodimylus chantrei* Gaillard von Anwil. P_4–M_2 inf. sin. (zusammengesetzt). P_4: Al. 122. M_1: Al. 123. M_2: Al. 124. von labial und lingual. Occlusalansicht: vgl. Abb. 24 15:1

PLESIODIMYLUS CHANTREI Gaillard 1899

Material: Max sin. P_4–M_1
248 Einzelzähne
68 Fragmente

Plesiodimylus chantrei ist eine der häufigsten, wenn nicht die häufigste Insectivoren-Art, die an Fundstellen des Obermiozäns gefunden wird. Es gibt nur wenige Fundstellen, an denen *Plesiodimylus* fehlt (z. B. in Steinheim a. A.). Ausserordentlich ist auch die grosse stratigraphische Verbreitung dieser Art: Sie ist vom Helvétien (französische Einteilung) bis ins Pontien belegt. Möglicherweise tritt die Art bereits schon im Niveau von Vieux Collonges auf[1].

In Anwil ist *P. chantrei* mit 248 Einzelzähnen die mit Abstand häufigste Insektenfresser-Art. Die Übereinstimmung der Reste mit jenen der Typuslokalität La Grive ist sehr gross. Wesentliche Unterschiede konnten nicht gefunden werden.

[1] Mein (1958) zweifelt allerdings an, dass die von Gaillard gefundene Mandibel wirklich von Vieux Collonges stammt.

a

b

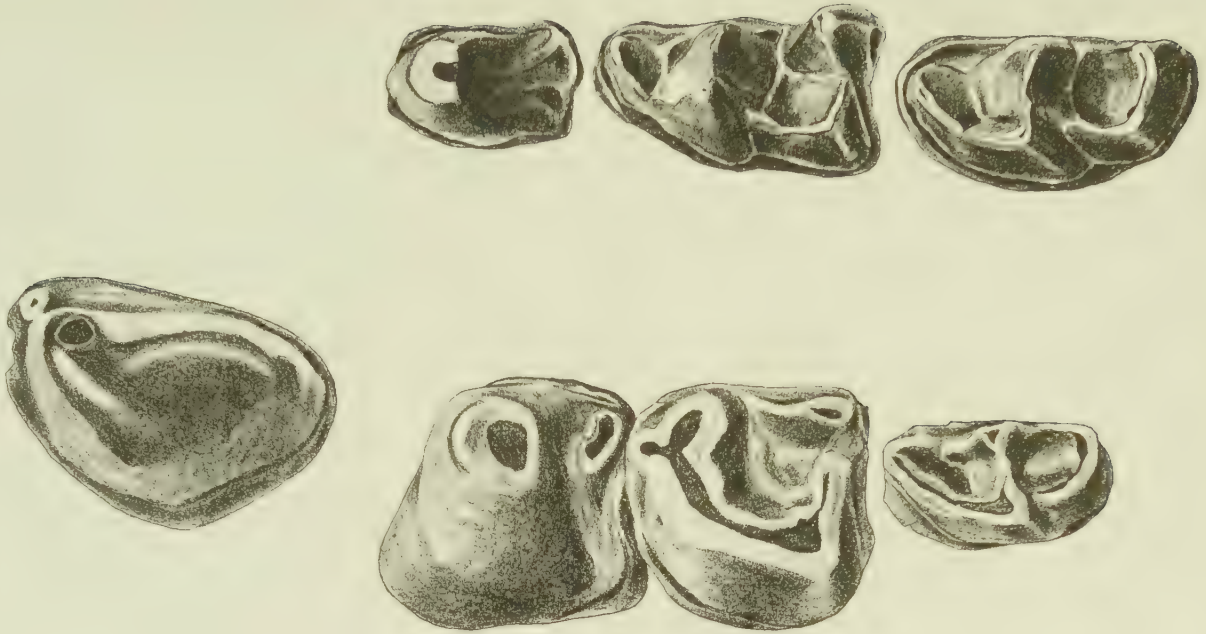


Abb. 24 a *Plesiodimylus chantrei* von Anwil. P_4–M_2 inf. sin. (vgl. Abb. 23)
b *Metacordylodon schlosseri* ANDREAE von Anwil. C. M_2 inf. sin. (zusammengesetzt): C: Al. 128. P_4–M_1: Al. 129. M_2: Al. 470 15:1

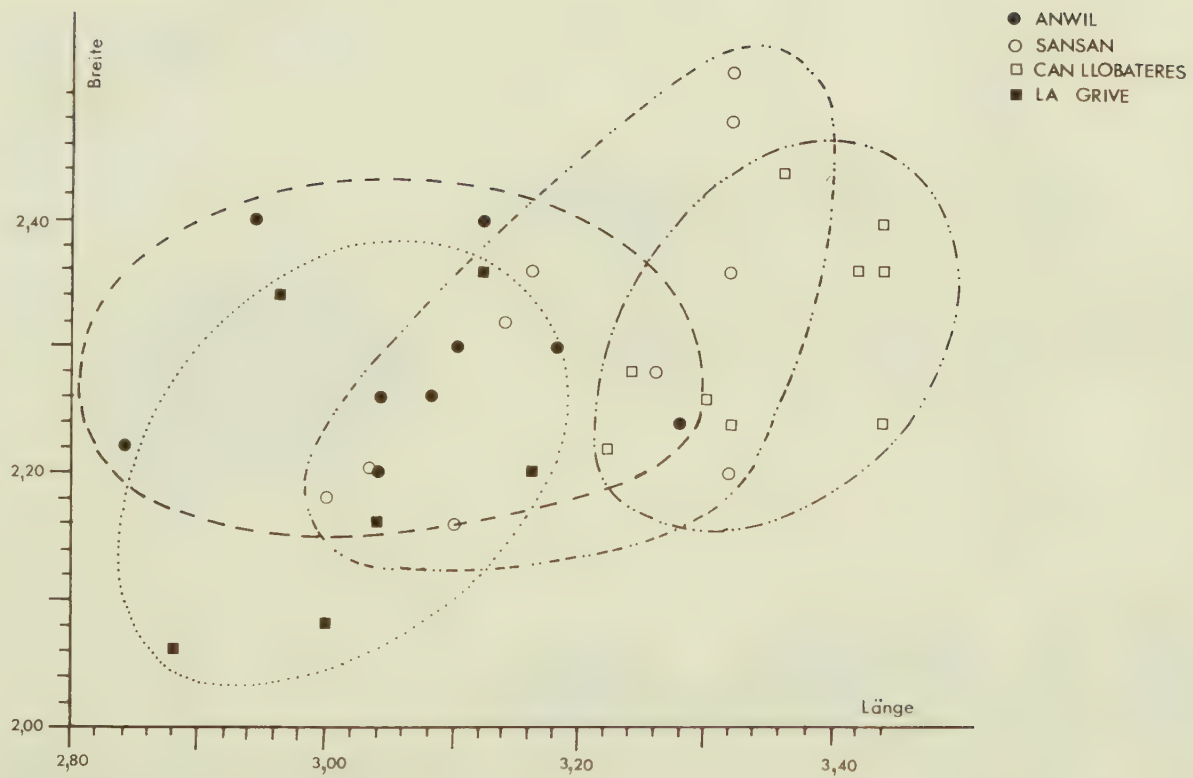


Diagramm 7 Grossenvergleich der M_1 sup. von *Plesiodimylus chantrei* GAILLARD aus Anwil, Sansan, Can Llobateres und La Grive.

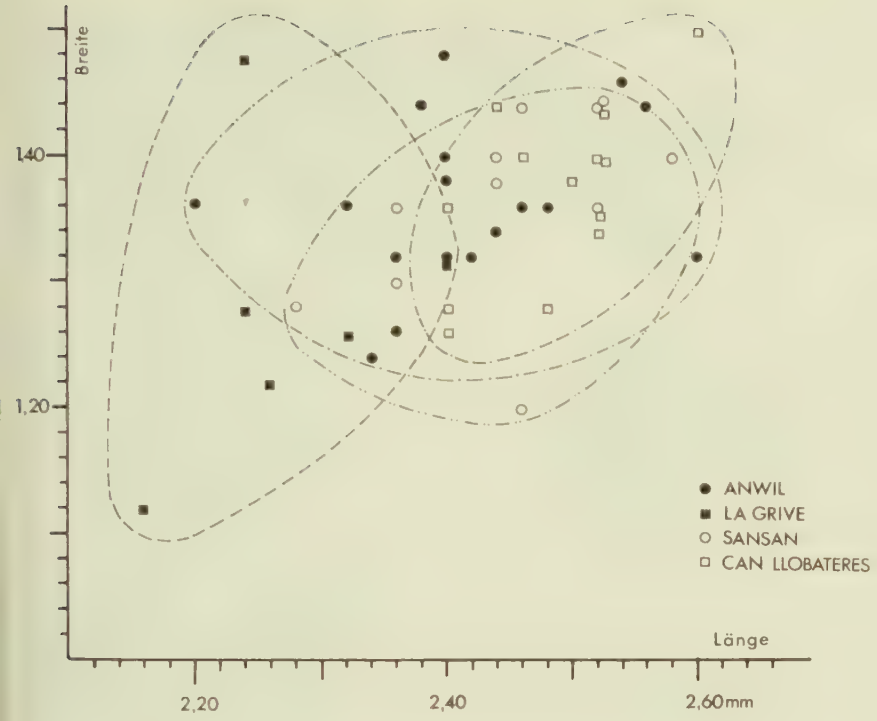


Diagramm 8 Grössenvergleich der M_1 inf. von *Plesiodimylus chantrei* GAILLARD aus Anwil, La Grive, Sansan und Can Llobateres.

Durch die grosse vertikale Verbreitung misstrauisch gemacht, habe ich diverse Formen unterschiedlichen Alters von *Plesiodimylus* miteinander verglichen. Dabei habe ich wohl Unterschiede festgestellt; diese gehen jedoch kaum über das hinaus, was in Anwil an individueller Variation vorkommt. Beispielsweise zeigt die Form von Can Llobateres (vgl. Abbildung 26e) ein kräftiges, zipfelartig vorstehendes Parastyl vorn an der Aussenseite des ersten oberen Molaren. Bei anderen Formen, etwa derjenigen von La Grive (vgl. Abb. 26a), scheint dieses Parastyl weniger ausgeprägt. Untersuchungen an einer grossen Anzahl Zähne, wie das am Material von Anwil möglich war, haben allerdings gezeigt, dass die Ausbildung des Parastyls grossen Schwankungen unterliegt (vgl. Abb. 26a und b) und weder in diesem Merkmal noch in andern konnte ein deutlicher evolutiver Trend innerhalb der Art *P. chantrei* festgestellt werden. Auch die Grössenzunahme erweist sich im grossen Zeitraum, in dem die Art

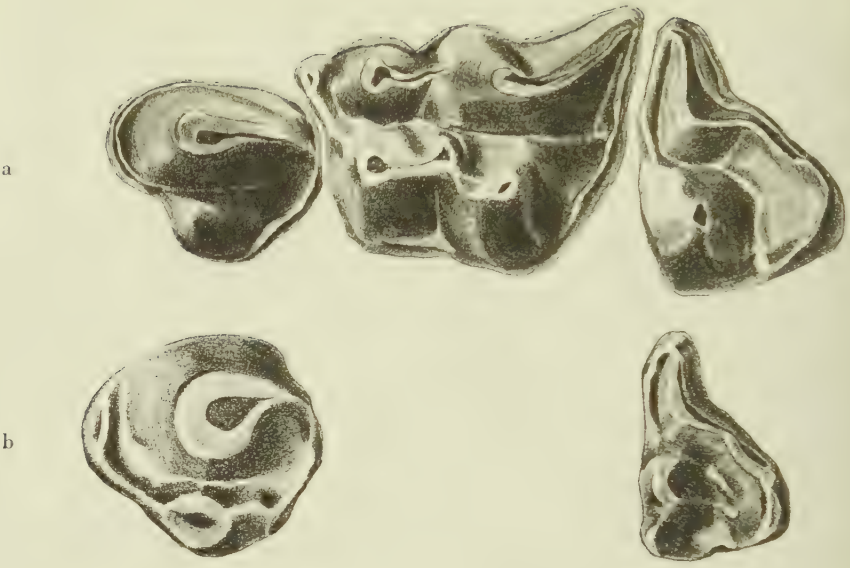


Abb. 25 a *Plesiodimylus chantrei* von Anwil, P_4 M_2 sup. sin. (zusammengesetzt), P_4: A. 119, M_1: Al 120, M_2: Al. 121
b *Metacordylodon schlosseri* von Anwil, P_4 sup. sin. (Al. 131) und M_2 sup. sin. (Al. 132) 15:1

dokumentiert ist, als äusserst minim: Wie aus den Diagrammen 7 und 8 ersichtlich, ist die Grössendifferenz zwischen den Formen von Sansan und Can Llobateres, denjenigen also, die von den gemessenen zeitlich am weitesten auseinander liegen, sehr gering. Merkwürdigerweise hat sich sowohl in den M_1 inf. als auch in den M_1 sup. die Form von La Grive als die kleinste erwiesen, während die ältere von Sansan grösser zu sein scheint. Nach dem Diagramm des M_1 sup. erscheint die Anwiler Form ebenfalls kleiner als die von Sansan; hinsichtlich des M_1 inf. dagegen ist das Verhältnis umgekehrt.

Wie aus diesen Befunden hervorgeht, hat man es im Fall von *Plesiodimylus* offenbar mit einer sowohl in der Grösse als auch in der Zahnstruktur recht konservativen Art zu tun.

Abb. 26 *Plesiodimylus chantrei*, M_1 sup. sin. von verschiedenen Fundstellen:

a Anwil (Al. 125)

b Anwil (Al. 126)

c Sansan (Ss. 941)

d La Grive (G. A. 23)

e Can Llobateres (C. Ll. 14)

15:1

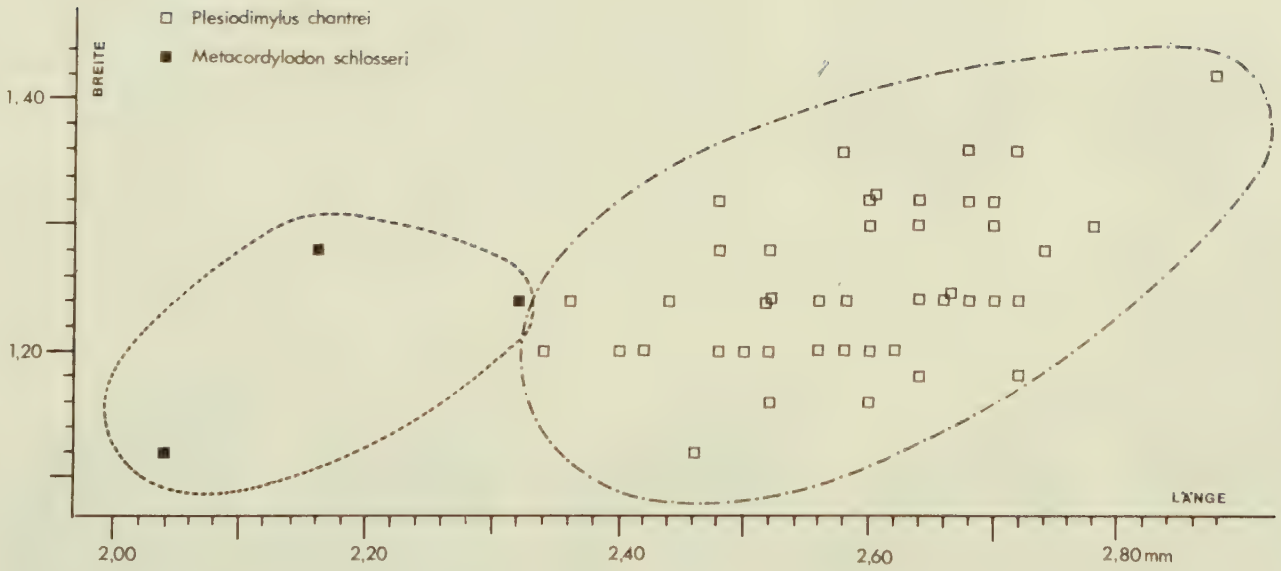


Diagramm 9 Längen-Breiten-Diagramm fur die M_2 inf. von *Plesiodimylus chantrei* Gaillard und *Metacordylodon schlosseri* Andreae von Anwil

METACORDYLODON SCHLOSSERI ANDREAE 1902

Material: Mand. sin. J_3, P_3–M_2
Mand. dext. P_3–M_1
Mand. sin. P_4–M_1
Mand. dext. P_4
Mand. sin. M_1
22 Einzelzähne

Die ersten Funde von *Metacordylodon schlosseri* wurden in Anwil schon sehr früh, bereits 1911, am linken Rand der Strasse nach Kienberg (SO) gemacht. Es handelte sich hierbei um zwei Unterkieferäste, die wahrscheinlich zum selben Individuum gehören. In seiner Arbeit über die Dimyliden (1944) hat HÜRZELER diese Stücke sorgfältig beschrieben und abgebildet, so dass sich eine weitere Beschreibung erübrigt. Mit der Typus-Form von Oppeln (Polen) scheint *M. schlosseri* von Anwil besser übereinzustimmen als mit der Form aus La Grive (Vergleiche mit den Formen von Anwil und La Grive siehe MÜLLER 1967, S. 75/76). Dies zeigt sich besonders am Trigonid von M_1 inf., dessen Hügel bei den Exemplaren von Anwil und Oppeln stärker verschmolzen sind als bei denjenigen von La Grive.

Erst 1968 sind in Anwil weitere Reste von *Metacordylodon* zum Vorschein gekommen. Darunter befanden sich drei P_4 sup., die gut mit den Zähnen von La Grive übereinstimmen, welche A. MÜLLER (1967) als P_4 sup. von *Metacordylodon schlosseri* bestimmt hat. Dieser Prämolar zeigt ungefähr den gleichen Habitus wie der entsprechende Zahn von *Plesiodimylus chantrei*, ist jedoch bedeutend grösser und massiger (vgl. Abb. 25b). Er besitzt einen kräftigen Haupthügel und lingual von diesem einen kleineren Nebenhügel. Im Gegensatz zu *Plesiodimylus* zeigt *Metacordylodon* jedoch vorne am P_4 sup. eine hügelartige Anschwellung des Cingulums.

Ausserdem kamen 1968 in Anwil zwei Zähne zum Vorschein, die zweifellos als M_2 sup. eines Dimyliden zu interpretieren sind. Vom M_2 sup. von *Plesiodimylus chantrei* unterscheiden sich diese zwei Molaren durch ihre wesentlich kleineren Dimensionen (vgl. Diagramm 10), durch den bedeutend schwächer ausgebildeten Paraconus und den kleinen Absatz lingual vom Protoconus, der dem M_2 sup. von *Plesiodimylus* fehlt. Dagegen zeigen diese beiden Stücke aus Anwil eine auffallende Ähnlichkeit mit dem M_2 sup. des Oberkieferfragmentes von La Grive, das MÜLLER *Metacordylodon schlosseri* zugeordnet hat.

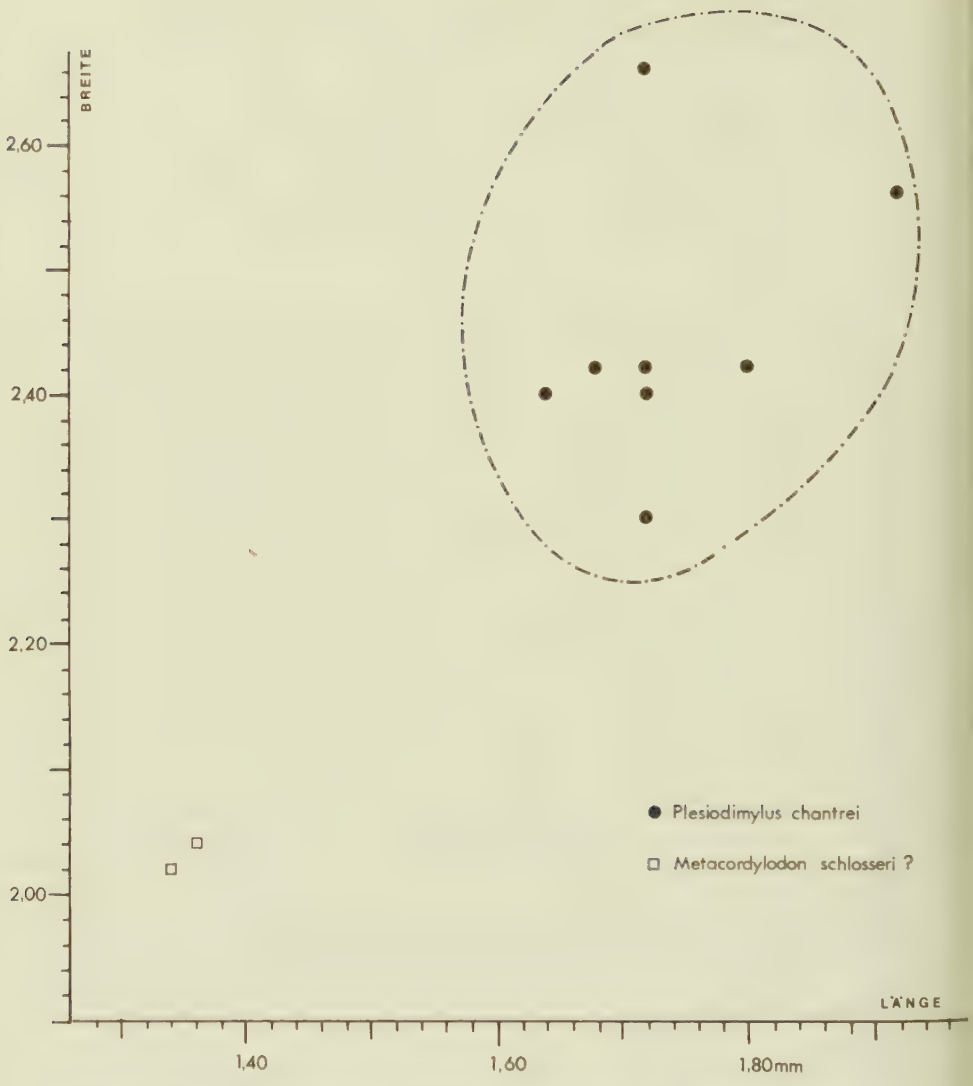


Diagramm 10 Längen-Breiten-Diagramm der M_2 sup. von *Plesiodimylus chantrei* GAILLARD und *Metacordylodon schlosseri* ANDREAE ?.

Da von La Grive bis heute nur zwei Dimylidenformen bekannt sind, *Plesiodimylus* und *Metacordylodon*, ist MÜLLERS Schluss naheliegend, die zwei von *Plesiodimylus* etwas abweichenden Oberkieferfragmente *Metacordylodon* zuzuordnen, dessen Obergebiss bisher unbekannt war. Gegen diese Zuordnung äussert HÜRZELER schwere Bedenken (münd-

liche Mitteilung). Er vermisst bei den zwei zu *Metacordylodon* gestellten Stücken einerseits das gespaltene Mesostyl, das die oberen Molaren sämtlicher Dimyliden, mit Ausnahme von *Plesiodimylus*, auszeichnet. Anderseits scheint es HÜRZELER unwahrscheinlich, dass die extreme Spezialisierung des Mandibulargebisses (vgl. Abb. 24) im Oberkiefer überhaupt kein Echo haben soll. Nach HÜRZELER zeigt der M_1 sup. der von MÜLLER neu beschriebenen burdigalen Form, *Cordylodon intercedens*, mit seinem nach hinten gerückten, dominierenden Metaconus einen grösseren Grad von Spezialisierung als die fraglichen, zweifellos jüngeren M_1 sup. von La Grive.

M. schlosseri ist von sämtlichen Dimyliden wohl die Form mit dem am extremsten spezialisierten Gebiss. Einzelne Zähne sind knopfartig aufgedunsen und sehr stark exoedaenodont, d. h. sie «quellen» über den Kiefer hinaus. Ähnlich spezialisierte Zähne kommen auch bei anderen Tiergruppen vor, speziell bei solchen, die sich von Schalen tragenden Mollusken ernähren, wie etwa dem Nilvaran (*Varanus niloticus L.*), dem amerikanischen Seeotter (*Enhydra lutris*) oder dem Musteliden *Trochotherium* (eine *Trochotherium*-Form wurde auch in Anwil gefunden, vgl. Kapitel *Carnivora*). Es besteht also kaum ein Zweifel, dass *Metacordylodon* mit seinem Knackergebiss Schnecken gefressen hat, deren Schalenreste in Anwil in ausserordentlichen Mengen gefunden worden sind. *Metacordylodon* zählt, im Gegensatz zu *Plesiodimylus*, zu den sehr seltenen Insektivoren. Neben Oppeln, von wo sehr vollständige Reste bekannt sind, und Anwil ist diese Art nur noch in La Grive gefunden worden[1]. Sie scheint also auf das obere Vindobonien beschränkt zu sein.

[1] Von Zeglingen (Baselland) ist ein sehr kleiner M_2 inf. bekannt, den HÜRZELER (1944, S. 41) als *Metacordylodon* bestimmt hat.

FAMILIE TALPIDAE Gray 1825

Die Beschreibung der Talpiden von Anwil war insofern mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, als, abgesehen von zwei brauchbaren Mandibelfragmenten, fast nur Einzelzähne gefunden wurden. Gerade in dieser Familie, deren Systematik zum grossen Teil auf dem Vordergebiss begründet ist, sind einzelne Molaren sehr schwierig zu bestimmen. Ausserdem wird eine Beschreibung von Talpidenresten dadurch erschwert, dass es bis heute keine Monographie dieser Familie gibt und die verschiedenen Formen, obwohl an den einzelnen Fundstellen keineswegs selten, meist nur sehr fragmentarisch bekannt sind.

Immerhin, glaube ich, ist es mir gelungen, im Material von Anwil fünf verschiedene Formen von Talpiden zu unterscheiden. Da eine Bestimmung nicht in allen Fällen möglich war, wurden die Formen der Grösse nach numeriert (Talpide I–V).

Trotz der hohen Artenzahl gehören Talpidenreste in Anwil zu den grossen Seltenheiten. Sind doch bisher nur 28 Reste von Talpiden in Anwil gefunden worden. Da viele Indizien dafür sprechen, dass gewöllproduzierende Raubvögel für den enormen Reichtum an Kleinsäugern in der Anwiler Ablagerung verantwortlich sind (vgl. Kapitel Ökologie), ist die Erklärung für das spärliche Vorkommen von Talpiden wohl darin zu suchen, dass sie infolge ihrer unterirdischen Lebensweise nur ausnahmsweise Raubvögeln zum Opfer gefallen sind. Dass die Talpiden schon im Miozän unter der Erdoberfläche gelebt haben, kann auf Grund der kräftigen Humeri mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden.

UNTERFAMILIE TALPINAE Murray 1866

TALPIDE I PROSCAPANUS SANSANIENSIS (Lartet 1851) ?

Material: Mand. sin. P_2–M_3
Mand. dext. P_4–M_1
4 Einzelzähne
4 Humerusfragmente

Masse: Mandibel Al. 150:

M_1 inf.:	2,52 × 1,72 mm
M_2 inf.:	2,58 × 1,62 mm
M_3 inf.:	2,08 × 1,40 mm
P_4 inf.:	1,40 × 0,96 mm
P_3 inf.:	1,04 × 0,84 mm
P_2 inf.:	0,80 × 0,56 mm
M_1–M_3:	6,91 mm
P_2–M_3:	9,87 mm

Die grösste Talpidenform von Anwil stimmt in Zahnbau und Grösse sehr gut mit *Proscapanus sansaniensis* von La Grive überein (vgl. Gaillard 1899 und Abb. 41). Wie bei dieser Form ist der hinterste Prä-

molar (P_4) des Unterkiefers zweiwurzelig, P_3 und P_2 sind einwurzelig. *Proscapanus sansaniensis* ordne ich auch einen M_1 sup. (Al. 151) und einen M_3 sup. (Al. 152) von Anwil zu (vgl. Abb. 29). Auch diese Zähne passen sehr gut zu der Form von La Grive (vgl. Abb. 29): Der M_1 sup. ist auf der Labialseite ebenfalls sehr stark abgeschrägt, besitzt dieselben zipfelartigen Verlängerungen der beiden Aussenecken (Para- und Metastyl) und nur einen kräftigen Innenhügel, den Protoconus. Der M_3 sup. zeigt den gleichen Bau wie der M_1; jedoch ist er in der entgegengesetzten Richtung abgeschrägt, und nur die vordere Aussenecke ist verlängert (Parastyl). Mit *P. sansaniensis* von Sansan[1] sind die Übereinstimmungen weniger gross (vgl. Abb. 28 und 29): Da ist einmal ein beträchtlicher Grössenunterschied – die Form von Sansan ist deutlich kleiner als diejenigen von Anwil und La Grive –, der zweithinterste untere Prämolar (P_3) zeigt eine Furche in der Wurzel, wie wenn zwei Wurzeln verwachsen wären. Von dieser Furche ist weder bei der Form von Anwil noch bei derjenigen aus La Grive etwas zu entdecken. Auch in der Position der Foramina mentalia weicht *P. sansaniensis* von Sansan von den beiden andern Formen ab: Das hintere Foramen liegt weiter hinten unter dem Zwischenraum zwischen P_4 und M_1; das vordere Foramen liegt zwar auch unter dem P_2, jedoch wesentlich höher situiert als bei den Formen von Anwil und La Grive. Schliesslich besitzt die Form von Sansan, nach einer Mandibel des Basler Naturhistorischen Museums zu schliessen (Ss. 615, vgl. Abb. 42), ein weiteres Foramen unter dem Canin, von dem bei der Form aus La Grive keine Spur zu sehen ist!

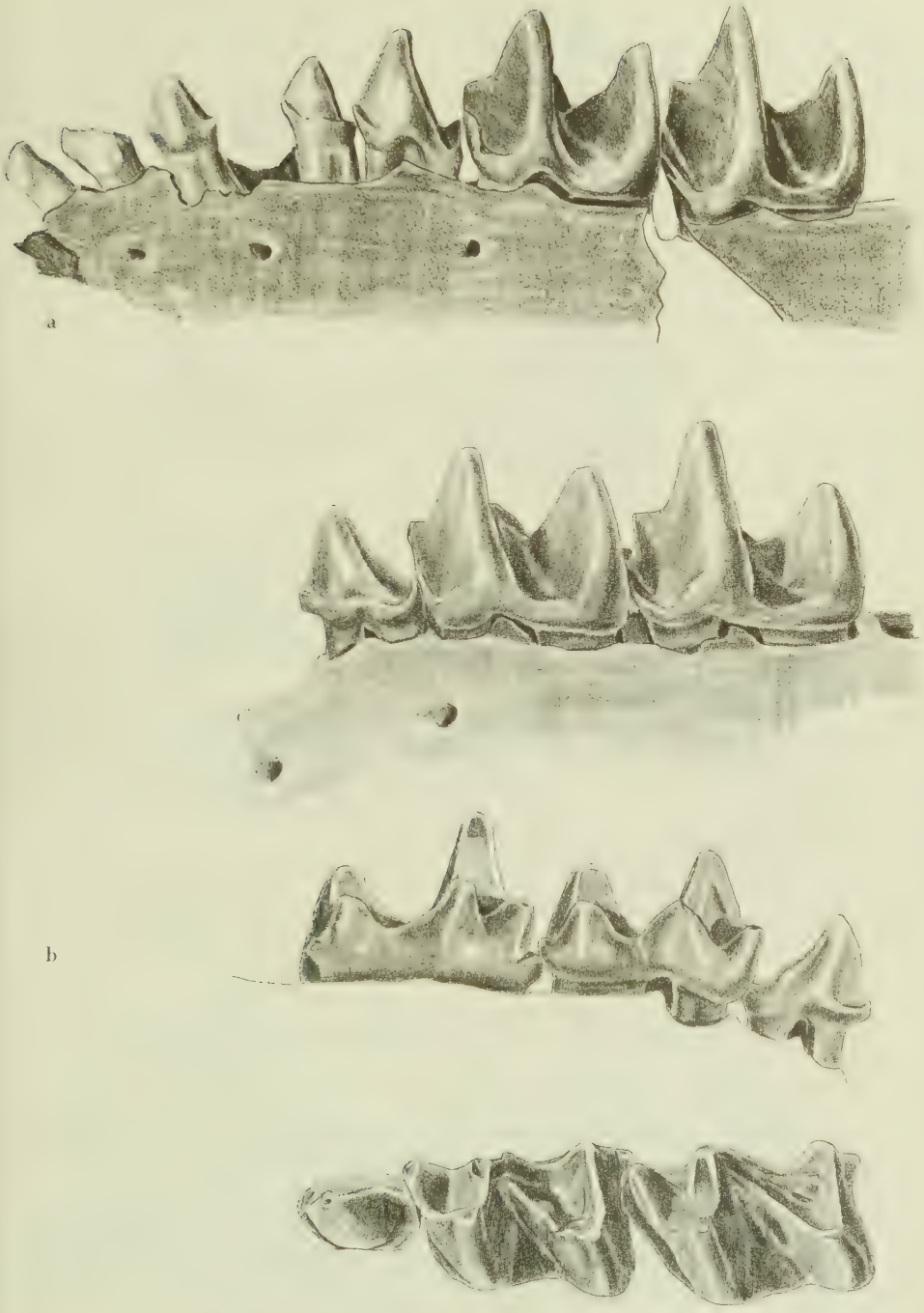
Auf Grund der aufgezählten Unterschiede scheint es mir fraglich, ob die Form von Sansan einerseits und diejenigen von Anwil und La Grive andererseits zur gleichen Art gehören. Weil die Form von Sansan Typusart für *P. sansaniensis* ist, hängt von dieser Frage auch ab, ob jene von Anwil und La Grive «*Proscapanus sansaniensis*» heissen sollen. Zur Lösung dieses Problems fehlt mir das nötige Material.

[1] S. Baudelot hat von Sansan eine Talpidengattung und -art aufgestellt: *Alloscapanus auscitanensis*. Diese soll in Sansan neben *Proscapanus sansaniensis* vorkommen. Leider geht die Autorin nicht näher auf die Unterschiede zu letzterer Form ein, deren Typus ebenfalls von Sansan stammt («Or les deux espèces diffèrent entre elles par la morphologie des molaires et la différentiation très nette des incisives, canine et prémolaires chez *Alloscapanus*, sensiblement de même forme et de même volume chez *Proscapanus*.»). Auf Grund dieser dürftigen Diagnose ist es mir unmöglich zu sagen, ob es sich bei den als *Proscapanus sansaniensis* beschriebenen Stücken des Basler Museums eventuell um solche von «*Alloscapanus*» handelt.

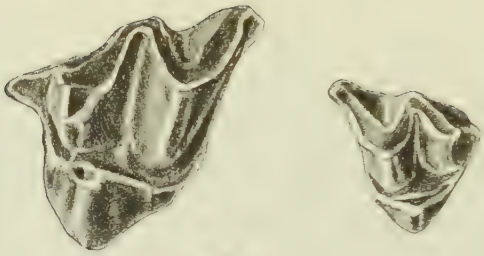
Abb. 27 *Proscapanus sansaniensis* (LARTET) ? von Anwil. Mand. sin. P_2 M_3 (Al. 150), von labial, lingual und occlusal 12:1

Wie arg es mit der, schon von STROMER 1940 beklagten, Kenntnis der fossilen Talpiden bestellt ist, zeigt, dass auch die Form aus dem Flinz (STROMER 1928) unter «*P. sansaniensis*» figuriert, obwohl sie wesentliche Unterschiede zu *Proscapanus* von Sansan zeigt, wie etwa das hintere Foramen mentale, das sehr weit hinten - unter der Mitte von M_1 - liegt.

Abb. 28 a *Proscapanus sansaniensis* von Sansan, Mand. sin. J_3-P_1, P_3 M_2 (invers), Ss.615
b *Proscapanus sansaniensis* ? von La Grive, Mand. sin. P_4-M_2, G. A. 3923, von labial, lingual und occlusal 12:1


a
b

a



b

c

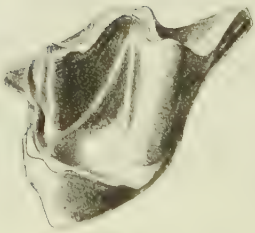


Abb. 29 *Proscapanus sansaniensis* ? M sup. von:
a Anwil, M_1 sup. sin. (invers), Al. 151, und M_3 sup. sin., Al. 152
b La Grive, M_1 sup. sin., G. A. 3928
c Sansan, M_1 sup. sin. (invers), Ss. 981 12:1

TALPIDE II GEN. ET SPEC. INDET.

Material: 2 M inf.
eventuell 2 M_2 sup.

Masse: M_1 inf.: $2{,}26 \times 1{,}58$ mm
M_2 inf.: $2{,}42 \times 1{,}72$ mm
M_2 sup.: $2{,}00 \times 2{,}20$ mm

Aus folgenden Gründen habe ich diese zwei isolierten unteren Molaren nicht zu *Proscapanus sansaniensis* gestellt:

1. Das Talonid von M_2 inf. ist wesentlich schmäler als das Trigonid, ein Merkmal, das sich bei *Proscapanus* nie beobachten liess (vgl. Abb. 30).
2. Beide Zähne sind um ein gutes Stück kleiner als die entsprechenden von *Proscapanus sansaniensis*.

Hinsichtlich der Morphologie dieser Zähne sind ausser dem erwähnten schmalen Talonid von M_2 keine wesentlichen Unterschiede zu *Proscapanus* zu entdecken. Da sich die Molaren der einzelnen Talpidengattungen und -arten im allgemeinen sehr ähnlich sehen, ist diesem Umstand jedoch keine allzugrosse Bedeutung beizumessen.

Möglicherweise gehören 2 M_2 sup. (Al. 155 und Al. 161) von Anwil, die, abgesehen von ihren geringen Dimensionen, denjenigen von *P. sansaniensis* sehr ähnlich sehen, ebenfalls zu dieser Form (vgl. Abb. 30b).

a

b

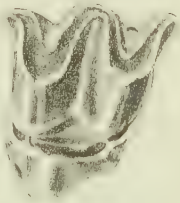


Abb. 30 *Talpide II.* gen. et spec. indet. von Anwil.
a M_1 inf. sin. (invers), Al. 153, und M_2 inf. sin. (invers), Al. 154, von labial, lingual und occlusal
b M_2 sup. sin. (invers), Al. 155 12:1

TALPIDE IV «TALPA» MINUTA Blainville 1838

Material: 3 Einzelzähne

Masse: M_1 inf.: 1,62×1,32 mm
M_2 inf.: 1,98×1,14 mm

Diese kleine Talpidenform ist im Material von Anwil nur sehr spärlich vertreten. Die schmalen, spitzen Aussenhügel mit dem dazwischenliegenden weiten Tal und das Cingulum, das nur auf der Vorderseite und zwischen den Aussenhügeln ausgebildet ist, weisen diese Zähne, trotz ihrer geringen Grösse, zweifellos in die Familie der *Talpidae*.

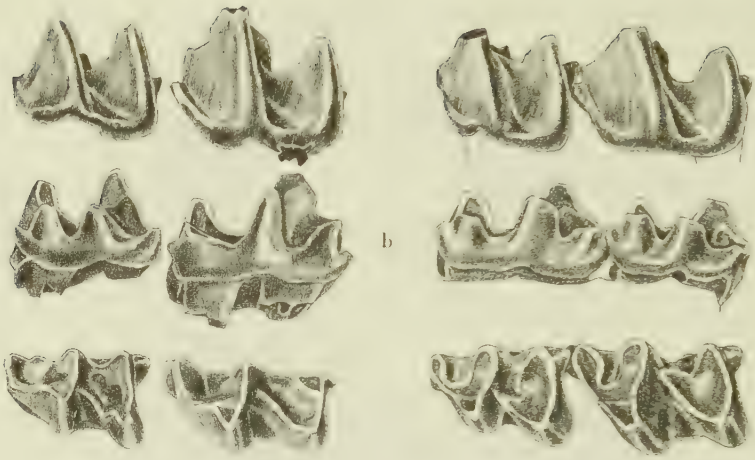


Abb. 31 «*Talpa*» *minuta* BLAINVILLE. M_1 und M_2 inf. sin., von labial, lingual und occlusal.
a von Anwil, M_1: Al. 157 (invers), M_2: Al. 158
b von Sansan, M_1–M_2: Ss. 950 12:1

Der M_1 inf. (Abb. 31a) besitzt zwei ungefähr gleich hohe, nach vorn gerichtete Aussenhügel. Der Hypoconid-Vorderarm zieht nicht, wie bei manchen Talpiden, zum Metaconid, sondern endigt an der Basis des Verbindungsgrates Protoconid Metaconid, etwa in der halben Zahnbreite. Der Hypoconid-Hinterarm verbindet sich mit dem Entoconid; an dessen hinterer Basis ist ein starkes Hypoconulid entwickelt. Die Paraconid-Kante erfährt in ihrem vordersten Drittel eine scharfe Knickung und verläuft dann lingualwärts.

Ein Mandibelfragment der Basler Sammlung von Sansan (Ss. 950, vgl. Abb. 31b), dessen M_1 sehr grosse Übereinstimmung mit dem eben beschriebenen Anwiler Zahn zeigt und dessen M_2 sehr viel grösser ist als der M_1, hat mich veranlasst, einen sehr viel längeren unteren M_2 von Anwil zu dem besagten M_1 zu stellen. Dieser M_2 (vgl. Abb. 31a) weist prinzipiell den gleichen Bau auf wie der M_1, jedoch fehlt ihm der starke Knick in der Paraconid-Kante. Seine grösste Breite zeigt der M_2 auf der Höhe der Vorderhügel (der M_1 ist auf der Höhe der Hinterhügel am breitesten). Schliesslich verbreitert sich das Cingulum in seinem vordersten Teil und greift, in situ auf der Mandibel, unter das Hypoconulid des M_1. Die Übereinstimmung des M_2 von Anwil mit dem entsprechenden Zahn von Sansan ist, abgesehen von der etwas geringeren Breite des ersteren, sehr gross.

J. H. Hutchinson hat es anlässlich seines Besuches in Basel gewagt, besagte Talpiden-Mandibel von Sansan (Ss. 950) als «*Talpa*» *minuta* Lartet zu bestimmen. Da diese Art von Lartet allein auf Grund des Humerus beschrieben worden ist, ist eine Zuordnung eines Mandibelfragmentes zu dieser Art natürlich problematisch. H. Zapfe (1951, S. 468) vermutet wohl zu Recht, dass sich die als «*Talpa*» *minuta* bestimmten Humeri diverser Fundstellen auf verschiedene Talpiden-Arten verteilen, die sich möglicherweise im Humerus nicht unterscheiden lassen. Anderseits stammt das genannte Mandibelfragment aus Sansan, also von der Fundstelle, von der Lartet den Humerus von «*T.*» *minuta* beschrieben hat. Hinzu kommt noch, dass Mandibel und Humerus der Grösse nach sehr gut zusammengehören könnten und meines Wissens von Sansan keine weitere Talpiden-Form ähnlicher Grösse bekannt ist. Schliesslich sind die Humeri von «*T.*» *minuta* in Sansan relativ häufig, und auch die von Hutchinson zur gleichen Art gestellten Zähne gehören nicht zu den Seltenheiten. Deshalb kann wohl ausgeschlossen werden, dass die zahlreichen Humeri einer Talpiden-Art gehören, deren Zähne bis heute nicht gefunden worden sind. Infolgedessen scheint es mir gerechtfertigt, Hutchinsons Bestimmung der Mandibel und der Einzelzähne von Sansan zu übernehmen und auch die Anwiler Zähne wegen der guten Übereinstimmung mit letzteren als «*Talpa*» *minuta* zu bestimmen.

UNTERFAMILIE SCALOPINAE Thomas 1912

TALPIDE III SCAPTONYX EDWARDSI Gaillard 1899

Material: Mand. dext. P_3–M_2 Masse der Mandibel:

M_1	$2{,}00 \times$	1,44 mm Talonid 1,16 mm Trigonid
M_2	$2{,}12 \times$	1,48 mm Talonid 1,52 mm Trigonid
P_4	$1{,}20 \times 0{,}68$ mm	
P_3	$0{,}80 \times 0{,}44$ mm	
P_3–M_2	5,91 mm	
Mandibelhöhe unter M_1	1,80 mm	

Ein Mandibelfragment eines Talpiden von Anwil (vgl. Abb. 32) stimmt, abgesehen von seinen grösseren Dimensionen, recht gut mit Gaillards Beschreibung und Abbildung (1899, S. 29) der Typusmandibel von *Scaptonyx edwardsi* aus La Grive überein. Die beiden hintersten Prämolaren P_4 und P_3 besitzen ebenfalls beide zwei Wurzeln und sind nach vorn gerichtet. Der P_4 ist grösser als der P_3, zeigt ein deutliches Cingulum auf der Aussenseite und nur ein schwaches Talonid. Zwei Foramina mentalia sind auf der Aussenseite der Mandibel zu erkennen:

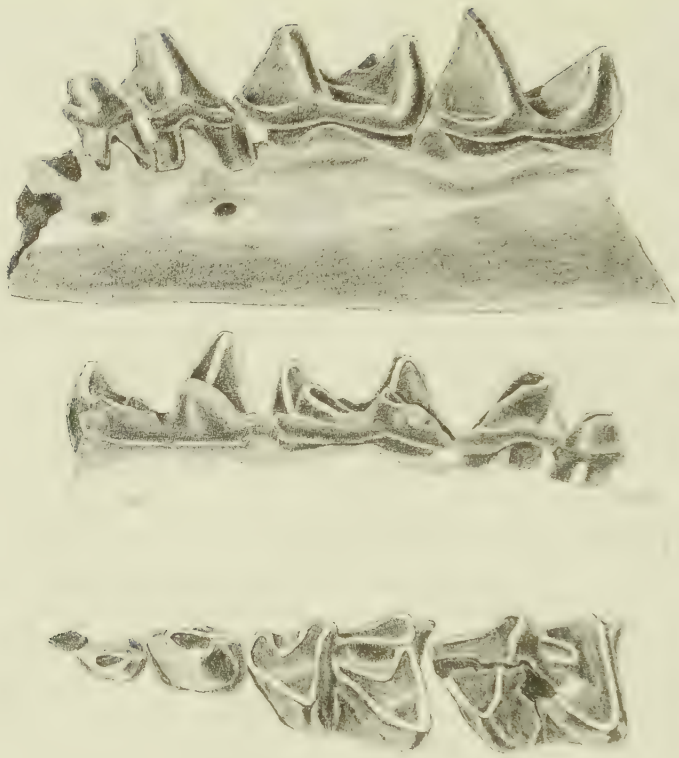


Abb. 32 *Scaptonyx edwardsi* Gaillard von Anwil, Mand. sin. P_3–M_2 (invers), Al. 156, von labial, lingual und occlusal 12:1

eines unter der hinteren Wurzel von P_4, das andere unter der vorderen Wurzel von P_3. Der Unterrand der Mandibel ist gerade. Über die Struktur der Molaren lässt sich infolge der starken Abkauung des Stückes nicht viel aussagen. Immerhin scheint das Ausseneingulum nicht sehr stark ausgebildet zu sein. Auch bei einem Vergleich der verschiedenen, unter dem Namen «*Scaptonyx edwardsi*» beschriebenen, Funde wird klar, wie dringend revisionsbedürftig die Systematik der fossilen Talpiden ist, sind doch auch in dieser Art zweifellos ganz verschiedene Formen untergebracht. Man vergleiche nur einmal die unterschiedliche Position der Foramina mentalia bei den diversen Formen: Auf Gaillards Abbildung der Typusmandibel von La Grive (1899, S. 29) liegt das hintere Foramen in der oberen Mandibelhälfte zwischen P_4 und P_3; bei der Form von Vieux Collonges liegt es (nach Mein 1958, S. 29) unter der Mitte von M_1, ziemlich genau in halber Höhe der Mandibel; Zapfe (1951, S. 472) gibt

es für die Neudorfer Form unter der Vorderwurzel von P_4 in der unteren Mandibelhälfte an: Stromer schliesslich schreibt (1940, S. 21), am Kieferfragment aus Grosslappen sei weder unter dem M_1 noch unter dem P_4 ein Foramen zu erkennen. Auch hinsichtlich ihrer Grösse scheinen die Formen der verschiedenen Fundstellen ganz beträchtlich zu variieren. Die Form aus Anwil steht, nach Stromers Massangaben zu schliessen, derjenigen aus Grosslappen grössenmässig am nächsten. Dies betrifft sowohl die Mandibelhöhe (2 mm) als auch die Länge der Molaren (2 mm). Jedoch scheinen die Anwiler Molaren breiter (grösste Breite nach Stromer 1.3 mm). Dabei ist allerdings zu beachten, dass sich Breitenmasse unterer Insektivorenmolaren von verschiedenen Autoren nur mit Vorbehalt vergleichen lassen, da man, je nachdem, wie man die Zähne orientiert, recht verschiedene Resultate bekommen kann!

UNTERFAMILIE DESMANINAE Thomas 1912

Bei den Grabungen von 1965 und 1968 in Anwil sind sechs ungewöhnliche Talpidenzähne zum Vorschein gekommen, die zweifellos einem Desman gehört haben. Von allen bis heute bekannten Desman-Resten unterscheiden sich diese Zähne durch ihre ausserordentlich geringe Grösse: Sie sind selbst noch kleiner als die Zähne von *Mygalinia hungarica* (Kormos), die Form, die von A. Schreuder (1940) als die kleinste der Unterfamilie der *Desmaninae* bezeichnet wird. Obwohl bisher nur isolierte Molaren dieses äusserst interessanten Tieres gefunden wurden, diese aber sehr charakteristisch sind und in einigen sehr wesentlichen Merkmalen von den Zähnen sämtlicher bisher bekannten Desman-Formen abweichen, werden sie als neue Gattung und neue Art beschrieben.

DESMANELLA NOV. GEN.

DIAGNOSE: Kleinster bis heute bekanntgewordener Vertreter der Unterfamilie der *Desmaninae*. Obere Molaren mit nur ganz schwach gespaltenem Mesostyl, Metastyl des M_1 sup. sehr stark ausgezogen. Innenhügel des M_1 sup. durch einen Längsgrat verbunden. Untere Molaren kurz und breit mit stark verkürztem Talonid. Hügel der M inf. stark nach lingual gerichtet. Am M_2 inf. Hypoconid deutlich niedriger als Protoconid. Meta- und Entoconid nahe zusammenstehend. Aussencingulum besonders am M_2 inf. sehr kräftig.

TYPUSART: *Desmanella stehlini* nov. spec. von Anwil.

Differentialdiagnosen:

Desmanella unterscheidet sich von der Gattung *Desmana* (4 Arten und 5 Unterarten bekannt) durch:

- die viel geringeren Dimensionen,
- das Mesostyl der oberen Molaren, das nur ganz schwach gespalten ist,
- das stark verlängerte Metastyl des M_1 sup.,
- das im Verhältnis zum Talonid längere Trigonid der unteren Molaren,
- die stärker nach lingual geneigten Hügel der M inf.,
- das kräftige Aussencingulum des M_2 inf.

Galemys (2 Arten bekannt) durch:

- die geringern Dimensionen,
- das Mesostyl der oberen Molaren, das nur ganz wenig gespalten ist,
- den stärker ausgebildeten Hypoconus am M_1 sup.,
- das Parastyl des M_1 sup., das nicht nach vorn verlängert ist,
- das verkürzte Talonid der unteren Molaren,
- das stärker ausgebildete Aussencingulum der M inf. (bei *Galemys* ist nur vorn ein kleiner Rest vorhanden).

Mygalea (eine Art: *M. antiqua* Pomel von Sansan) durch:

- die geringeren Dimensionen,
  das Mesostyl der oberen Molaren, das nur ganz schwach gespalten ist,
  den bedeutend stärker ausgebildeten Hypoconus am M_1 sup.,
- die stark abgeschrägte Aussenseite des M_1 sup.,
- das verkürzte Talonid der M inf.,
- das kräftigere Aussencingulum des M_2 inf.

Mygalinia (eine Art: *M. hungaria* Kormos von Polgardi, Bezahnung des Oberkiefers unbekannt) durch:

- die geringeren Dimensionen,
- das verkürzte Talonid der M inf.,
- den Besitz eines deutlichen Hypoconulids an den beiden vorderen unteren Molaren,
- den Verlauf des Hypoconid-Vorderarmes, der sich mit dem Protoconid-Hinterarm verbindet (bei *Mygalinia* verläuft er zum Metaconid).

TALPIDE V
DESMANELLA STEHLINI NOV. GEN. ET NOV. SPEC.

Material: 6 Molaren

Masse: M_1 inf.: 1,52 × 1,16 mm
M_2 inf.: 1,54 × 1,32 mm
1,50 × 1,20 mm
M_1 sup.: 1,92 × 1,48 mm
M_2 sup.: 1,44 × 1,72 mm

DIAGNOSE: Vgl. Gattungsdiagnose.

DERIVATIO NOMINIS: Zu Ehren von Hans Georg Stehlin (1870 bis 1941), dem hervorragenden Kenner fossiler Säugetiere, der die Osteologische Abteilung des Naturhistorischen Museums Basel zu einem einzigartigen Forschungsinstitut für vergleichende Anatomie fossiler und rezenter Säugetiere ausgebaut hat. Stehlin hat der Fundstelle Anwil von Anfang an grosses Interesse entgegengebracht, und bei meinen Untersuchungen habe ich mich auf Schritt und Tritt mit Stehlins Arbeiten auseinandersetzen müssen, wobei ich immer wieder feststellen konnte, wie vorsichtig und solide begründet sein Urteil war.

HOLOTYPUS: M_1 sup. dext., Al. 159 (Abb. 33a), 1,92 · 1,48 mm.

Beschreibung des Holotypus:

Dieser M_1 sup. zeigt das für viele *Desmaninae* charakteristische, nach hinten ausgezogene Metastyl. Der Metaconus ist sehr viel kräftiger als der Paraconus und liegt weiter lingual. Die Usurfläche des Metaconus hat in der Aufsicht den Aspekt eines V, wobei von der Spitze je ein Schenkel nach vorn und nach hinten zieht. Von der Spitze des Paraconus jedoch verläuft nur ein Schenkel nach hinten und vereinigt sich beinahe mit dem Vorderschenkel des Metaconus. Bei stärker abgekauten Zähnen (vgl. M_2 sup., Al. 162, Abb. 33b) verschmelzen diese beiden Schenkel zu einem einheitlichen Mesostyl. Bei den Innenhügeln des M_1 sup. sind die Proportionen umgekehrt als bei den äusseren: Hier ist der vordere, also der Protoconus, grösser und etwas höher als der hintere, der Hypoconus. Von diesem aus zieht ein Cingulum dem vorderen Zahnrand entlang nach labial und endigt frei in der vorderen Aussenecke des Zahnes. Auch die hintere Seite dieses Molaren wird von einem Cingulum begrenzt, das mit dem Metastyl in Verbindung tritt. Das Aussencingulum ist in der Mitte unterbrochen und bildet hinter dem Paraconus ein kleines Hügelchen. Diesem ziemlich genau gegenüber auf der Labialseite, in der Bucht zwischen den beiden Innenhügeln, ist ebenfalls eine kleine Knospe zu erkennen.

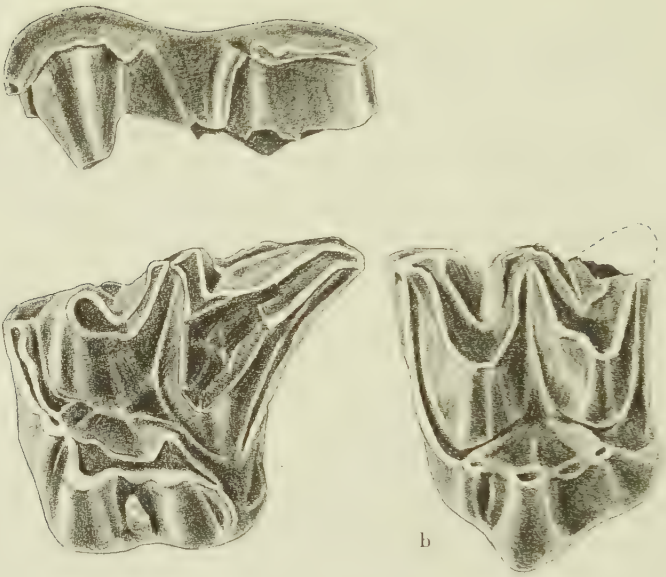


Abb. 33 *Desmanella stehlini* nov. gen. et nov. spec. von Anwil.
a M_1 sup. sin. (invers), Al. 159, Holotypus, Kaufläche und von labial
b M_2 sup. sin. (invers), Al. 162 25:1

Der M_2 sup. zeigt, im Unterschied zum M_1, kein ausgezogenes Metastyl; Para- und Metaconus sind etwa gleich kräftig ausgebildet und ersterer ist ebenfalls zweischenklig. Da der Protoconus weiter hinten liegt als beim M_1, ziemlich genau in der Mitte der Lingualseite, und der Hypoconus nur sehr schwach, etwa gleich stark wie der Protoconulus, ausgebildet ist, sind die vordere und die hintere Zahnhälfte nahezu symmetrisch.

Die unteren Molaren dieses kleinen Desmans zeichnen sich durch eine verhältnismässig grosse Breite aus, durch sehr stark nach lingual gerichtete Innenhügel (was wohl auf eine stark nach aussen «gekippte» Stellung des Zahnes im Kiefer deutet) und durch ein, im Verhältnis zum Trigonid, sehr kurzes Talonid. Dabei stehen Meta- und Entoconid, besonders am M_2 inf., sehr nahe beieinander. Das Hypoconid ist gegenüber dem Protoconid stark nach labial gerückt und viel niedriger als letzteres. Es ist meist auch stärker abgekaut als das Protoconid; bei einem M_2 inf. (Al. 148, vgl. Abb. 34b) ist dieser Unterschied in der Abkauung der beiden Aussenhügel besonders stark ausgeprägt. Der Hypoconid-Vorderarm verbindet sich mit dem Protoconid-Hinterarm und verläuft mit diesem

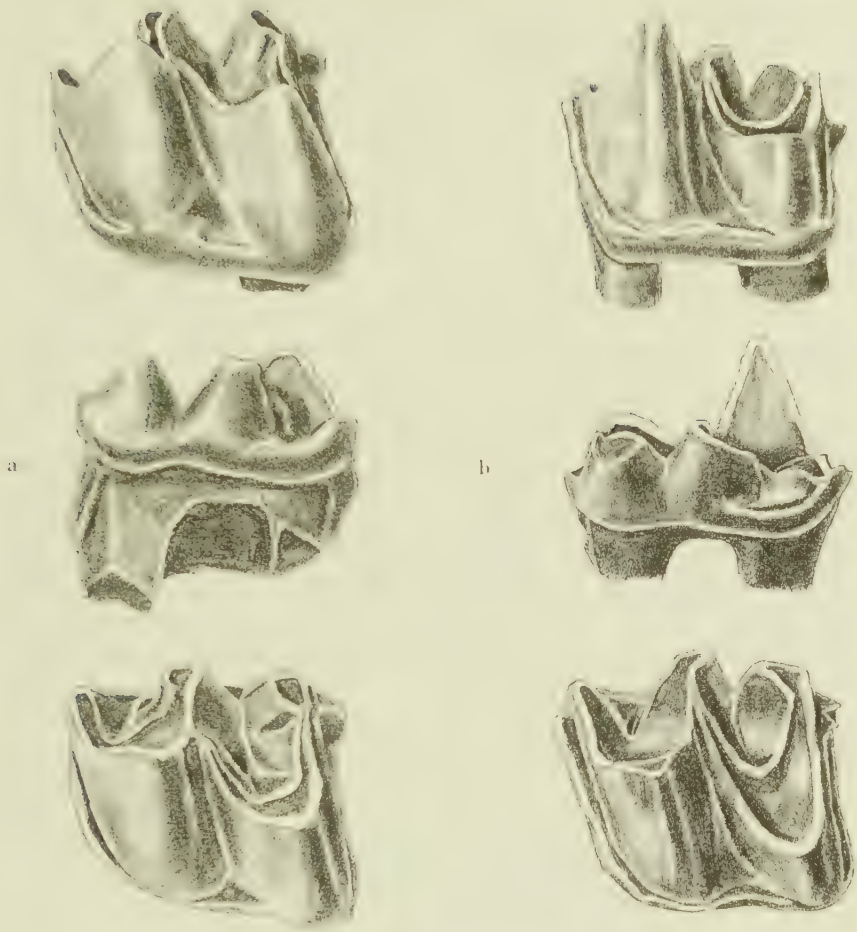


Abb. 34 *Desmanella stehlini* nov. gen. et nov. spec. von Anwil
a M_1 inf. sin., Al. 163
b M_2 inf. sin., Al. 160, von labial, lingual und occlusal 25:1

zusammen zum Metaconid. Der Hypoconid-Hinterarm zieht hinten am Entoconid hinauf; auf der Hinterseite des Entoconids, an dessen Basis, sitzt ein kleines Hypoconulid. Auffällig sind die Unterschiede zwischen M_1 und M_2: Das Protoconid ist am M_1 voluminöser und stärker nach vorn gerichtet als am M_2. Das Aussencingulum ist am M_2 in einer für einen Talpidenzahn ungewöhnlichen Stärke entwickelt.

Desman-Reste gehören an Fundstellen des Miozäns zu den grossen Seltenheiten. Ausser *Desmanella stehlini*, deren Vorkommen mir auch von inediten Materialien einer spanischen und einer süddeutschen Lokalität des Obermiozäns bekannt ist, kennt man bis heute nur noch einen zweiten miozänen Desman: *Mygalea antiqua* von Sansan. Dieser ist der bisher älteste Vertreter der Unterfamilie der *Desmaninae*. Die Desmane sind sowohl rezent als auch fossil in ihrer Verbreitung auf Europa beschränkt.

ORDNUNG CHIROPTERA

Unter dem gesamten in Anwil gesammelten Material glaube ich acht verschiedene Chiropteren unterscheiden zu können. Die Fledermausreste sind z. T. äusserst fragmentarisch; von den meisten Formen liegen nur wenige isolierte Molaren vor. Von einer allerdings, der 1920 von Revilliod beschriebenen Art, *Nyctinomus helveticus*, konnte eine grosse Anzahl z. T. vollständiger Ober- und Unterkiefer geborgen werden. Infolgedessen ist nun die ganze Bezahnung dieser Fledermaus bekannt. Merkwürdigerweise hat die Aufsammlung von 1965 nur zwei Zähne von *Nyctinomus helveticus* ergeben (neben zirka 500 Zähnen von anderen Säugetieren). Bei der Grabung von 1968 dagegen, die kaum 20 Meter südlich der Stelle von 1965 ausgeführt wurde, bildete *N. helveticus* die häufigste Säugetierart (1450 Einzelzähne und 48 Kiefer und -fragmente).

Bei den schwach dokumentierten Fledermäusen ist es infolge der Dürftigkeit des Materials meist nicht gelungen, die Gattung zu bestimmen. Deshalb wurden sie an Hand der unteren Molaren der Grösse nach numeriert (Chiropter I-VIII). Die Zuordnung der wenigen oberen Molaren schien mir in einigen Fällen zu problematisch, weshalb ich sie für eine spätere Arbeit zurückgestellt habe, wenn eine bessere Dokumentation vorliegt.

Von allerkleinsten Fledermäusen besitzen wir 17 isolierte untere Molaren. Diese scheinen sich auf vier verschiedene Formen zu verteilen (Chiropter I–IV).

FAMILIE VESPERTILIONIDAE

CHIROPTER I. VESPERTILIONIDE

Masse:

M_1 inf.:	1,20 × 0,76 mm
	1,28 × 0,84 mm
	1,24 × 0,77 mm
	1,27 × 0,83 mm
M_2 inf.:	1,18 × 0,85 mm
	1,19 × 0,80 mm
	1,12 × 0,78 mm
M_3 inf.:	1,08 × 0,66 mm
	1,17 × 0,78 mm
	1,02 × 0,72 mm

Zur Form, die ich als *Chiropter I* beschreibe, stelle ich den grössten Teil der erwähnten isolierten Molaren, nämlich 10 Exemplare. Diese Zähne besitzen sehr spitze grazile Aussenhügel, die ein wenig nach vorn

gerichtet sind (vgl. Abb. 35aI). Das Paraconid ist ebenfalls sehr spitz. Das Hypoconid ist etwas niedriger als das Protoconid. Der Hypoconid-Vorderarm mündet tief in der Talonidsenke, etwa in der Mitte der Zahnbreite. Grössenmässig entsprechen diese Zähne ungefähr denjenigen einer Form von Sansan, die LARTET unter dem Namen «*Vespertilio noctuloides*»[1] beschrieben hat. Auch im Bau sind diese Zähne denjenigen von Sansan sehr ähnlich. Bei beiden Formen ist der Winkel, den der Protoconid-Vorderarm mit der Paraconidkante bildet (vgl. Abb. 36), sanft gerundet. Dieser Winkel ist, wie Vergleiche mit rezenten Chiropteren ergeben, innerhalb der einzelnen Gattungen und Arten sehr stabil und unterliegt nur in geringem Mass der Veränderung durch Abkauung. Im selben Winkel unterscheiden sich «*V.*» *noctuloides* und *Chiropter I* von «*V.*» *murinoides* und *Chiropter II*.

CHIROPTER II. VESPERTILIONIDE

Masse: M_1 inf.: 1,24 × 0,82 mm
1,16 × 0,84 mm

Zu dieser Form rechne ich nur zwei M_1 inf. (vgl. Abb. 35a), die sich von der oben beschriebenen (*Chiropter I*) hauptsächlich in zwei Merkmalen unterscheiden:

- Der vorher schon erwähnte Winkel zwischen Protoconid-Vorderarm und Paraconidkante ist nicht gerundet, sondern eckig (vgl. Abb. 36, II).
- Ausserdem zeigt der Hypoconid-Vorderarm eine scharf abgesetzte Erhebung, die ich als Mesoconid deute und die bei *Chiropter I*, wenn überhaupt, nur ganz schwach in Erscheinung tritt.

[1] GINSBURG (1963) hält die beiden Arten «*Vespertilio*» *murinoides* und «*V.*» *noctuloides* LARTET für ungenügend belegt (er hatte nur je ein Kieferfragment) und lässt offen, ob die Namen LARTETS Gültigkeit haben. Im Basler Naturhistorischen Museum besitzen wir jedoch ein reiches Material von Chiropteren aus Sansan, und die Form «*V.*» *murinoides* mit drei unteren Prämolaren ist sehr reich vertreten (19 Mandibelfragmente). «*V.*» *noctuloides* mit zwei unteren Prämolaren scheint seltener; wir haben davon lediglich vier Kieferfragmente. Die beiden Formen sind nach der Beschreibung LARTETS sehr gut identifizierbar, auch wenn die Stücke, die dem Autor zur Verfügung standen, verloren sind. Deshalb halte ich die Artnamen für gültig. Was die Gattungsnamen betrifft, so scheint mir die Art *murinoides* ins Genus *Myotis* zu gehören; die Art *noctuloides* jedoch kann möglicherweise im Genus *Vespertilio* verbleiben. Da aber das Obergebiss der beiden Formen nicht bekannt ist, ziehe ich vor, als Gattungsnamen vorläufig *Vespertilio* in Anführungszeichen zu gebrauchen.

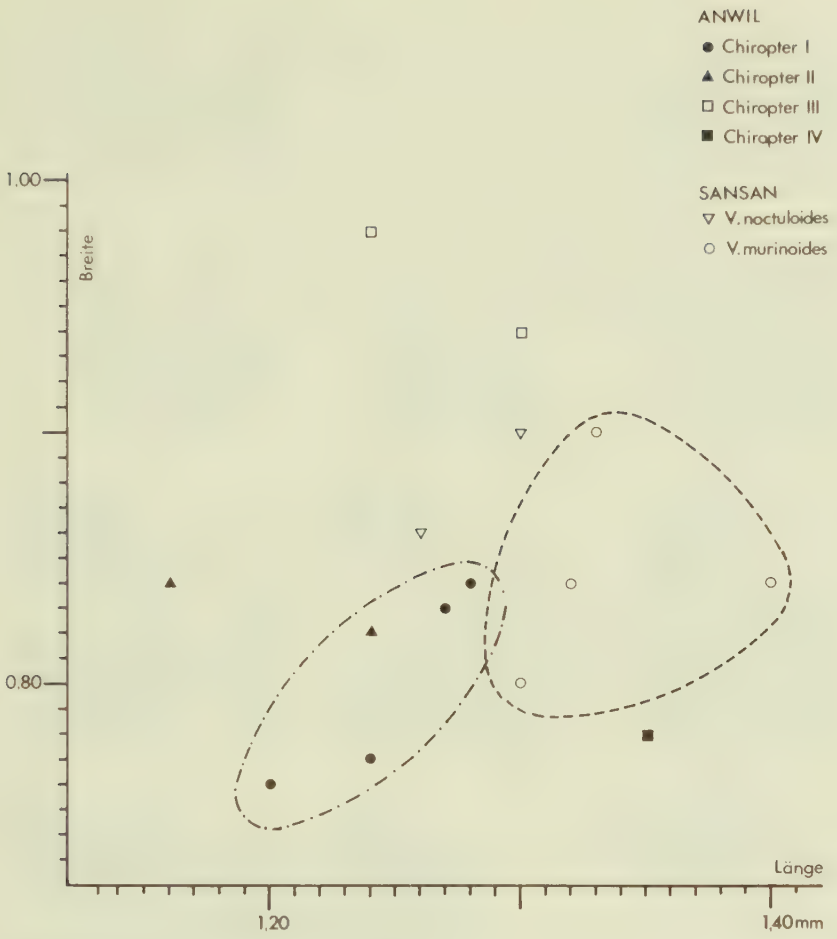


Diagramm 11 Grössenvergleich der M_1 inf. der kleinsten Chiropteren von Anwil und Sansan.

Diese beiden Merkmale sind auch bei LARTETS «*Vespertilio*» *murinoides* zu beobachten und unterscheiden diese Art von «*V.*» *noctuloides*. Ein Vergleich von *Chiropter II* und «*V.*» *murinoides* zeigt weitgehende Übereinstimmung; abgesehen von der Tatsache, dass die Zähne von Sansan im Durchschnitt etwas länger sind (vgl. Diagramm 11).

In der Familie der Vespertilioniden scheint ein derart scharfer Winkel zwischen Paraconidkante und Protoconid-Vorderarm eher selten zu sein. Bei Vergleichen mit rezenten Vertretern dieser Familie konnte ich bloss

zwei Arten finden, bei welchen der besagte Winkel annähernd gleich scharf ausgebildet ist: *Barbastrella barbastrellus* und *Plecotus auritus*. Bei beiden Arten jedoch fehlt ein Mesoconid. Seltsamerweise sind diese beiden Merkmale bei manchen rezenten Rhinolophiden in der gleichen Weise zu beobachten, besonders schön bei *Rhinolophus hipposideros*. Eine Zuordnung zu dieser Familie kommt indessen nicht in Frage, weil sich bei ihr der Hypoconid-Hinterarm der M inf. durchwegs hinter das Entoconid zieht: im Fall von *Chiropter II* und «*Vespertilio*» *murinoides* jedoch zieht er direkt zum Entoconid, wie das, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, nur in der Familie der Vespertilioniden vorkommt.

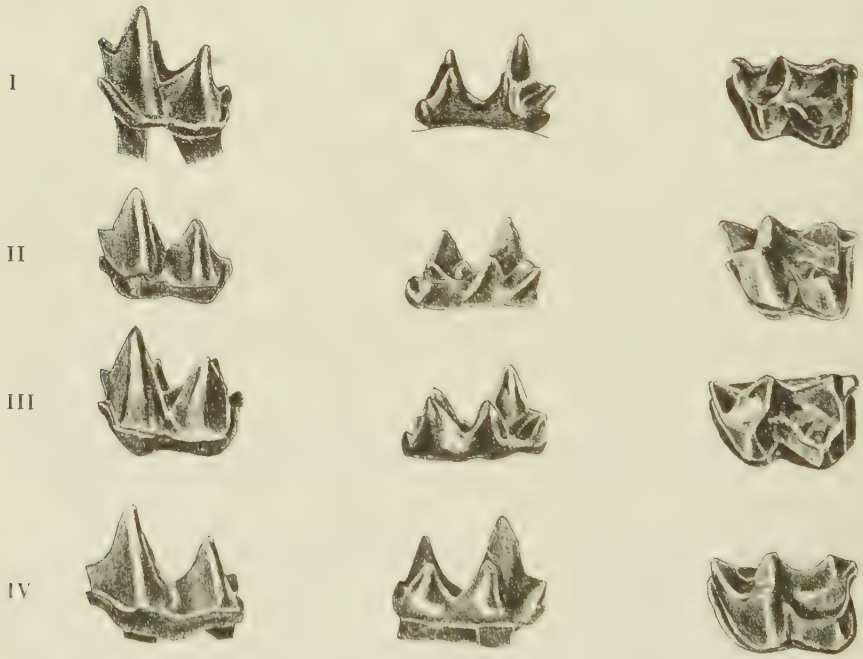


Abb. 35a Zusammenstellung von unteren Molaren sämtlicher in Anwil gefundener Chiropteren (von labial, lingual und occlusal).
I. *Vespertilionide*, Al. 176 (invers)
II. *Vespertilionide*, Al. 177
III. *Vespertilionide*, Al. 178
IV. *Vespertilionide* ?, Al. 179 (invers)

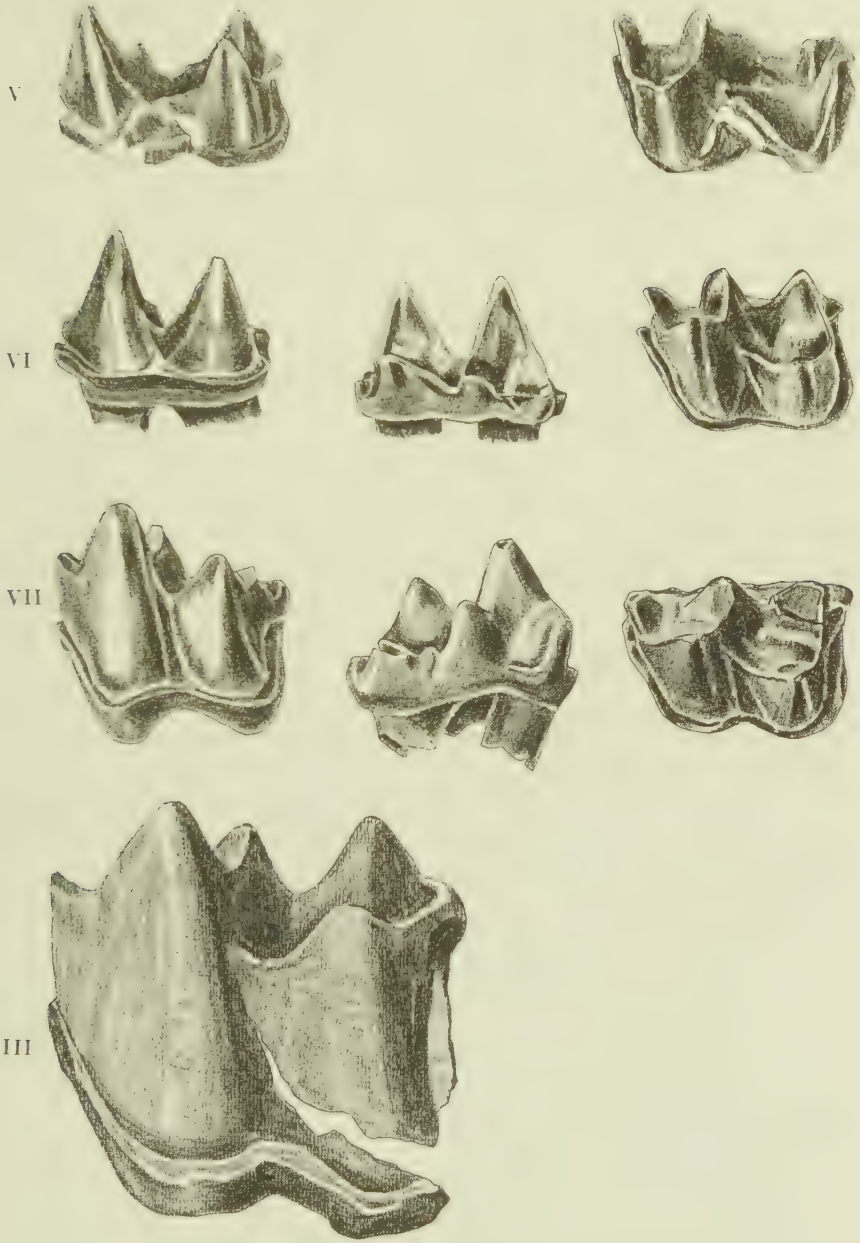


Abb. 35b V. *Tadarida* spec., Al. 181
VI. *Nyctinomus helveticus* Revilliod, Al. 180
VII. *Vespertilionide, Scotophilus* ?, Al. 182
VIII. *Megadermatide* ?, Al. 183 15:1

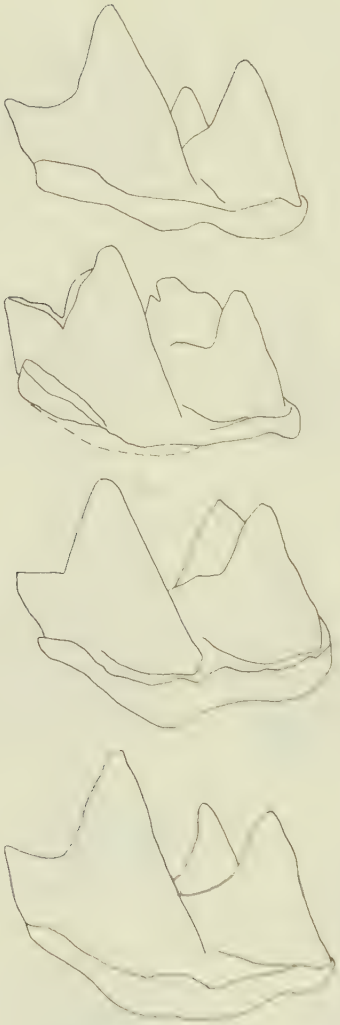


Abb. 36

Zusammenstellung von unteren Molaren der vier kleinsten Chiropteren von Anwil, schräg von vorn gesehen:

I. *Vespertilionide*, Al. 176
II. *Vespertilionide*, Al. 177
III. *Vespertilionide*, Al. 178
IV. *Vespertilionide* ?, Al. 179

25:1

CHIROPTER III. VESPERTILIONIDE

Masse: $M_1/_2$ inf.: 1,30 × 0,94 mm
1,24 × 0,98
M_3 inf.: 1,17 × 0,92 mm

Lediglich drei untere Molaren (vgl. Abb. 35a) stelle ich zu *Chiropter III*. Diese Zähne gleichen sehr stark denjenigen von *Chiropter II*, besitzen also auch ein deutliches Mesoconid und einen scharfen Winkel zwischen Protoconid-Vorderarm und Paraconidkante. Sie sind aber

grösser, vor allem erheblich breiter (vgl. Diagramm 11). Ausserdem sind die Aussenhügel etwas massiger und weniger stark nach vorn gerichtet. Der Hypoconid-Hinterarm verläuft wie bei *Chiropter II* direkt zum Entoconid.

CHIROPTER IV. VESPERTILIONIDE ?

Masse: $M_1/_2$ inf.: 1,35 × 0.78 mm
M_2 inf.: 1,16 × 0.82 mm

Chiropter IV, von dem bloss zwei untere Molaren vorliegen (vgl. Abb. 35a), zeigt, abgesehen von den etwas grösseren Dimensionen, wiederum Ähnlichkeiten mit *Chiropter I*: Von einem Mesoconid ist keine Spur zu sehen, und die Paraconidkante geht allmählich, ohne scharfen Winkel, in den Protoconid-Vorderarm über. In einem Merkmal jedoch unterscheidet sich die Form IV von den drei vorangehenden: Der Hypoconid-Hinterarm zieht, wie bei den meisten Chiropteren-Familien üblich, hinter das Entoconid und bildet dort ein kleines Hypoconulid. Dieses Merkmal schliesst jedoch diese Form von der Familie der Vespertilioniden keineswegs aus, weisen doch auch einige ihrer rezenten Gattungen wie *Nyctalus*, *Miniopterus*, *Pipistrellus* denselben Verlauf des Hypoconid-Hinterarmes auf. Allerdings kommen für eine Zuordnung auf Grund dieses einen Merkmals viele Familien in Frage. Da aber die Eigenschaften, die auf *Vespertilionidae* deuten, überwiegen, und zudem ein solcher Verlauf des Hypoconid-Hinterarms auch bei einigen Vespertilioniden-Gattungen, wenn auch seltener, vorkommt, stelle ich auch *Chiropter IV* provisorisch zu den Vespertilioniden.

CHIROPTER VII. VESPERTILIONIDE, SCOTOPHILUS ?

Material: 8 M inf.
eventuell 1 M_2 sup.

Masse:

M_1 inf.:	2,08 × 1,70 mm
	2,12 × 1,76 mm
	2,12 × 1,64 mm
M_2 inf.:	2,20 × 1,70 mm
	2,24 × 1,68 mm
	2,24 × 1,64 mm
M_3 inf.:	1,68 × 1,56 mm
	1,80 × 1,66 mm
M_2 sup.:	1,92 × 2,88 mm

Von dieser Form, die ein wenig grösser ist als *Nyctinomus helveticus*, liegen nur isolierte Einzelzähne vor. Gegenüber letzterer Form fällt vor allem die Massigkeit der Aussenhügel an den unteren Molaren ins Auge.

Zudem ist das Protoconid wesentlich höher als das Hypoconid. Metaconid und Entoconid sind ungefähr gleich hoch und noch kleiner als das Hypoconid. Das Aussencingulum ist sehr kräftig ausgebildet und zusammen mit dem unteren Zahnrand unter den beiden Aussenhügeln nach oben eingebuchtet. Der Hypoconid-Vorderarm mündet relativ hoch in die Verbindung Protoconid/Metaconid. Das Talonid von M_3 inf. ist in der Länge und Breite sehr stark reduziert; ein eigentliches Entoconid fehlt diesem Zahn. An den beiden vorderen Molaren geht der Hypoconid-Hinterarm direkt zum Entoconid und zieht an diesem hinauf. Dieses letzte Merkmal scheint mir ganz wesentlich für eine Bestimmung, denn bei den meisten Fledermausfamilien, die nach dem Gesamthabitus der Zähne für eine Zuordnung in Frage kommen, etwa die *Megadermatidae*, *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*, zieht sich der Hypoconid-Hinterarm hinter das Entoconid oder sogar wie bei den *Megadermatiden*, zum Hypoconulid. Bei Vergleichen mit rezenten Chiropteren stellte ich, wie bereits erwähnt, fest, dass der Verlauf des Hypoconid-Hinterarms, wie ihn *Chiropter VII* aufweist, fast ausschliesslich bei Vertretern der Familie der Vespertilioniden vorkommt (*Myotis*, *Vespertilio*, *Kerivoula*, *Eptesicus*, *Scotophilus*)[1].

Anlässlich der Grabung von 1969 in Steinheim a. A. hat mein Studienkamerad Elmar Heizmann eine Chiropteren-Mandibel gefunden, deren Molaren mit denjenigen von *Chiropter VII* ausserordentlich gut übereinstimmen (vgl. Abb. 37b). Sie zeigen dieselbe Massigkeit der Aussenhügel. Das Protoconid ist ebenfalls wesentlich höher als das Hypoconid, und der Hypoconid-Hinterarm zieht gleichfalls direkt zum Entoconid. Auch grössenmässig passt diese Form recht gut zu der von Anwil (M_1 inf.: 2,24 · 1,44 mm, M_2 inf.: 2,24 · 1,50 mm). Die Steinheimer Mandibel zeigt einen sehr kräftigen Canin, zwei Prämolaren und zwei Molaren. Incisiven und M_3 sind nicht erhalten. Der vordere Prämolar ist einwurzelig und kleiner als der hintere. Dieser letztere besitzt zwei Wurzeln (vgl. Abb. 37b). Da die Ähnlichkeit der isolierten Molaren von Anwil mit denjenigen der Mandibel von Steinheim sehr gross ist und zudem der Verlauf des Hypoconid-Hinterarmes für Formen dieser Grösse sehr selten ist, glaube ich schliessen zu können, dass *Chiropter VII* von Anwil mit der bisher einzigen Fledermaus von Steinheim wenn nicht identisch, so doch nahe verwandt ist. Demnach dürfte auch die Anwiler Form zwei untere Prämolaren besessen haben.

[1] Ausserdem bei der Gattung *Noctilio* von der Familie der *Noctilionidae*.

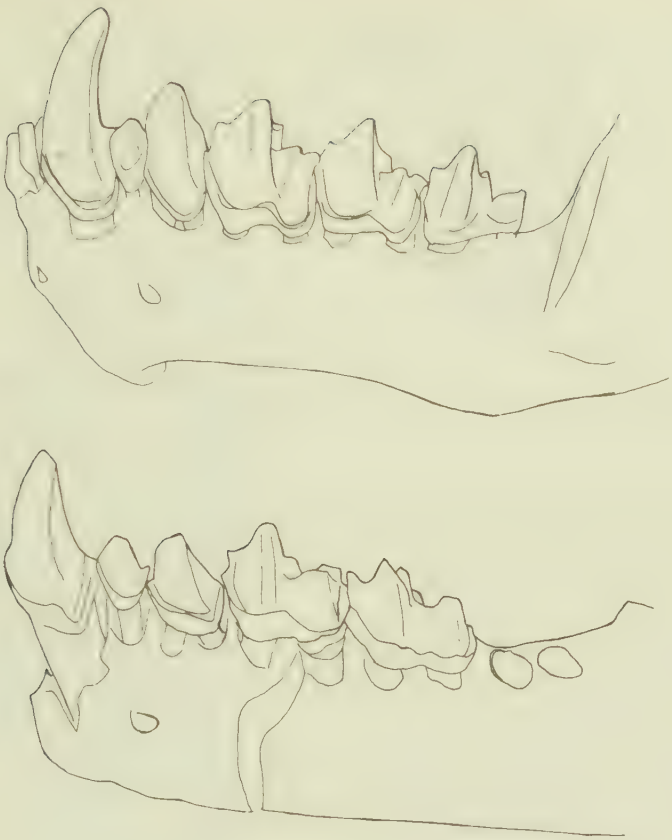


Abb. 37 a *Scotophilus temminckii* Horsfield, rezent, linke Mandibelseite von labial, 10160
b *Scotophilus* ? von Steinheim, Mand. sin. C–M_2, von labial, Sth. 753 8:1

Bei Vergleichen mit rezenten Fledermäusen ist mir die grosse Ähnlichkeit der beiden beschriebenen Formen aus Anwil und Steinheim mit *Scotophilus temminckii* Horsfield, einer Art, die heute in Indonesien lebt, aufgefallen (vgl. Abb. 39a). Diese zeigt denselben Habitus der unteren Molaren, den gleichen Verlauf des Hypoconid-Hinterarms, hat ebenfalls zwei untere Prämolaren und einen M_3 inf. mit stark reduziertem Talonid. Auch in der Grösse stimmt die Art gut mit den beiden miozänen Formen überein.

Unterschiede zeigen sich im Canin, der etwas schlanker ist als derjenige von Steinheim, im unteren Kronenrand der Prämolaren, der mehr

Abb. 38 *Vespertilionide, Scotophilus* ? von Anwil, M_2 sup. sin. (invers), Al. 198 15:1

nach unten gewölbt ist, und im Talonid der Molaren, das in Höhe und Länge noch stärker reduziert ist als bei den zwei fossilen Formen. Trotz dieser mir im übrigen nicht sehr wesentlich scheinenden Unterschiede halte ich es für möglich, dass die beiden fossilen Formen in die Nähe von *Scotophilus temminckii* zu stellen sind. Eine präzise systematische Zuordnung halte ich für verfrüht, bevor das Obergebiss der Formen von Steinheim und Anwil bekannt ist.

Von Anwil besitzen wir zwar einen zweiten oberen Molaren, zweifellos von einem Vespertilioniden, der auch grössenmässig zu *Chiropter VII* gehören könnte (vgl. Abb. 38). Es handelt sich dabei um einen Zahn, der sehr viel breiter ist als lang, dessen Aussenseite nach vorn nur wenig abgeschrägt ist und dessen Mesostyl nur schwach über den Zahnrand vorsteht. Para- und Metastyl hingegen stehen stark nach aussen ab. Ein Hypoconus fehlt, der Paraconus liegt etwas vor der Zahnmitte. Auf der Innenseite ist ein kräftiges Cingulum ausgebildet.

Auch dieser Zahn zeigt einige Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Zahn von *Scotophilus temminckii*, besonders im Mesostyl, das auch hier nur ganz schwach nach aussen vorsteht. Dieses letzte Merkmal scheint mir deswegen bedeutsam, weil bei den meisten Vespertilioniden das Gegenteil der Fall ist: Das Mesostyl sitzt auf einem fast ebenso grossen Vorsprung nach aussen wie Para- und Metastyl. Also auch dieser obere Molar aus Anwil, von dessen Zugehörigkeit zu *Chiropter VII* ich nicht restlos überzeugt bin, würde nicht schlecht in die Nähe von *Scotophilus temminckii* passen.

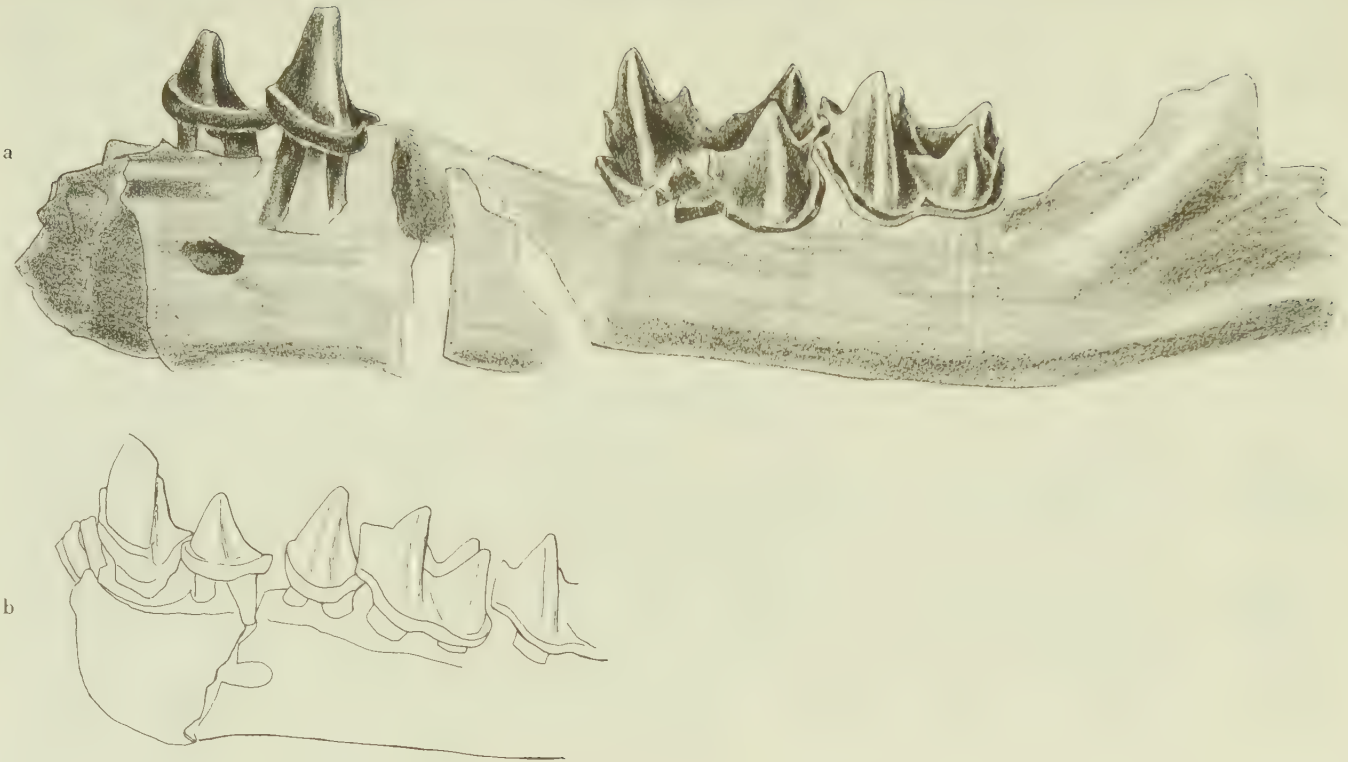


Abb. 39 a *Tadarida* spec. von Anwil, Mand. sin. P_3–P_4, M_2–M_3, Al. 181 15:1
b *Tadarida taeniotis* (RAFINESQUE) rezent, Mand. sin. J_1–M_2, 7201 8:1

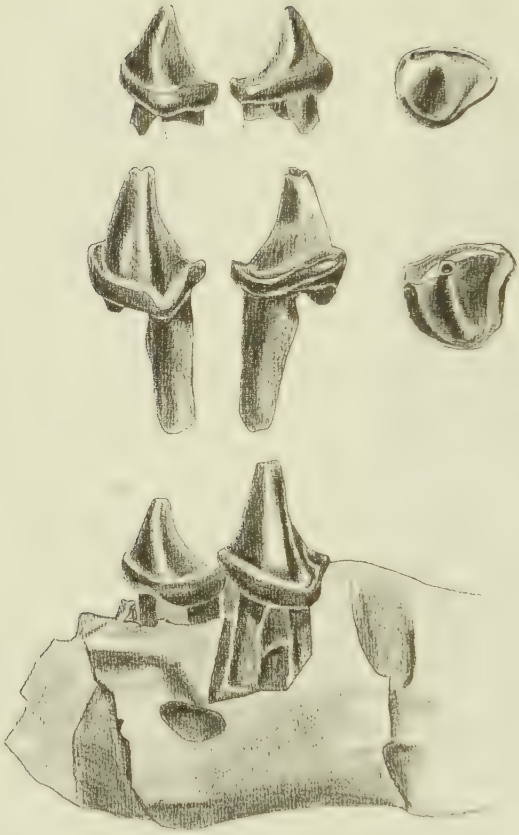


Abb. 40 *Tadarida* spec. von Anwil.
1 P_3 inf. sin. (invers), Al. 196, von labial, lingual und occlusal
2 P_4 inf. sin. (invers), Al. 197, von labial, lingual und occlusal
3 Mand. sin. P_3–P_4, Al. 181 15:1

FAMILIE MOLOSSIDAE Gill 1872

CHIROPTER V. TADARIDA SPEC.

Diese Fledermaus, die durch ein Mandibelfragment mit P_3–P_4 und M_2-M_3 sowie einige isolierte P. inf. belegt ist (vgl. Abb. 39a und 40), besitzt etwa die gleiche Grösse wie *Nyctinomus helveticus*, unterscheidet sich von diesem jedoch in einigen wesentlichen Merkmalen:

– Die zwei unteren Prämolaren besitzen beide zwei selbständige Wurzeln.

- Das Aussencingulum der unteren Prämolaren verläuft eher horizontal (nicht von hinten nach vorn aufsteigend, wie bei *N. helveticus*).
- Der Hypoconid-Hinterarm der unteren Molaren zieht sich hinter das Entoconid; im übrigen sind die M inf. denjenigen von *N. helveticus* sehr ähnlich.
- Der Mandibelknochen ist wesentlich schmäler. Nach der Lage des Foramen mentale zu schliessen, besitzt *Chiropter V* zwei untere Prämolaren, wobei der vordere kleiner ist als der hintere (vgl. Abb. 39a und 40).

Vergleiche mit rezenten Fledermäusen haben sehr grosse Übereinstimmung mit der Spezies *Tadarida*[1] *taeniotis* ergeben, besonders in den unteren Prämolaren (vgl. Abb. 39b). Diese besitzen bei der gut ein Drittel grösseren rezenten Art ebenfalls je zwei selbständige Wurzeln. Auch was die Krone betrifft ist die Übereinstimmung, abgesehen von der Grösse, vollkommen (vgl. Abb. 39). In den unteren Molaren der beiden Formen ist ebenfalls kein wesentlicher morphologischer Unterschied zu erkennen. Deswegen halte ich es für gerechtfertigt, *Chiropter V* in die Gattung *Tadarida* zu stellen.

CHIROPTER VI.
NYCTINOMUS[1] HELVETICUS Revilliod 1920

Diese Art hat Revilliod 1920 von Anwil beschrieben (S. 124). Die Grabung in Anwil von 1968 hat unsere Kenntnisse dieses Tieres beträchtlich vervollständigt. Wir kennen jetzt das ganze Gebiss einschliesslich der Incisiven, jedoch leider nichts von anderen Skeletteilen. Trotzdem lassen sich mit dem neuen Material einige Probleme lösen.

Auffällig war von Anfang an, dass sich in dem grossen, neuen Material zwei Formen abzeichneten: eine Form mit grossem unterem Canin und eine andere mit kleinem. An Mandibeln mit gut erhaltener Vorderpartie

[1] Simpson (1946) und Ellermann & Morrison-Scott (1951) fassen die Gattungen *Nyctinomus* und *Mormopterus* zum Genus *Tadarida* (Raffinesque 1814) zusammen. Da diese Gattung aber über 100 rezente Arten vereinigt, von denen der kleinste Teil genau untersucht ist, halte ich es für zweckmässiger, den Gattungsnamen *Nyctinomus* bis zu einer umfassenden Revision beizubehalten. Westphal (1959) hält es mit Recht für fragwürdig, dass fossile Arten, wie N. *helveticus* und *N. stehlini*, aufgestellt wurden, bevor ein Vergleich mit sämtlichen rezenten Arten gezogen werden konnte. Auch in diesem Fall finde ich, sollte die Art *helveticus*, da nun einmal aufgestellt, vorläufig aufrechterhalten werden. Sollte sie sich irgend einmal mit einer rezenten Art identisch erweisen, kann *N. helveticus* leicht zum Synonym erklärt werden.

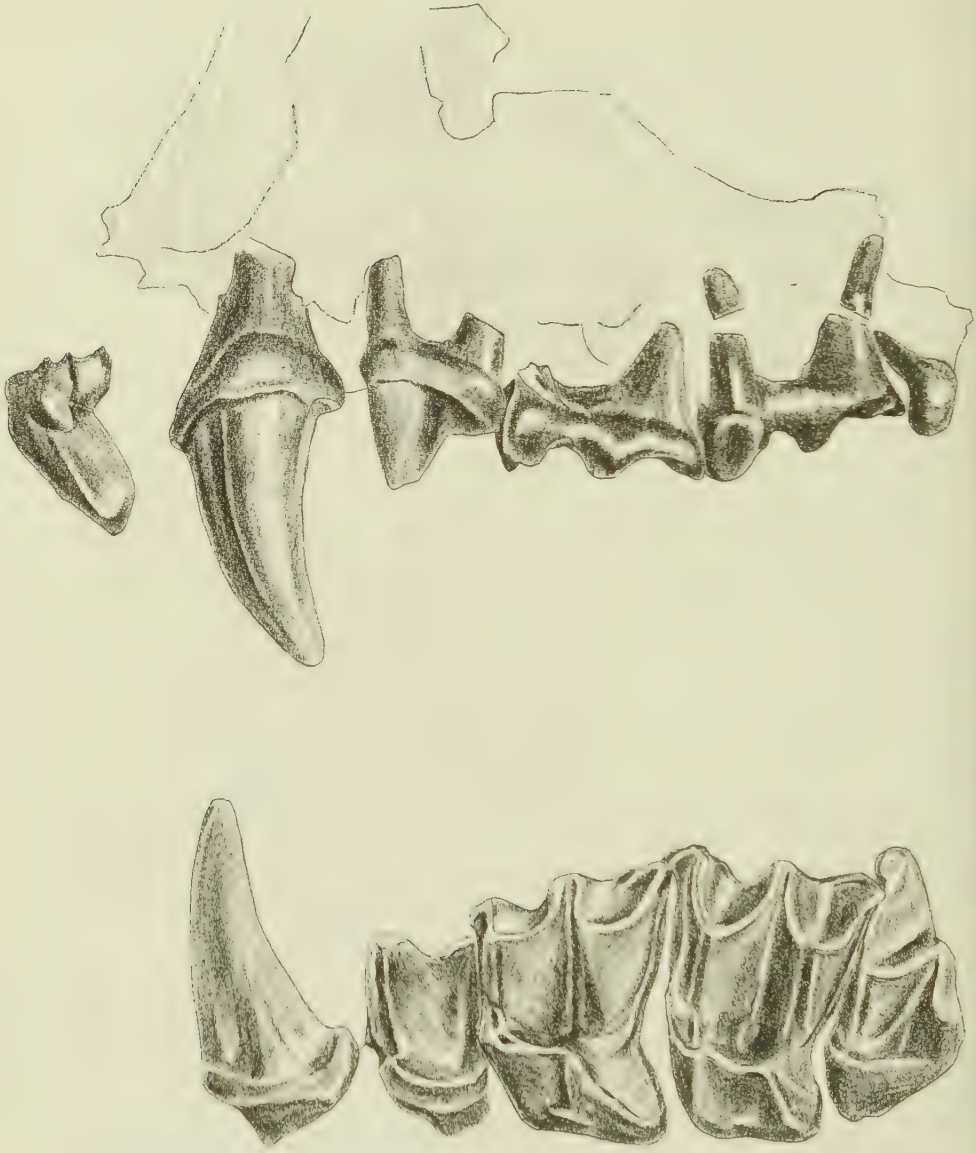


Abb. 41 *Nyctinomus helveticus* REVILLIOD von Anwil. Max. sin. J, C–M_3 (invers), Al. 184, von labial und occlusal 15:1

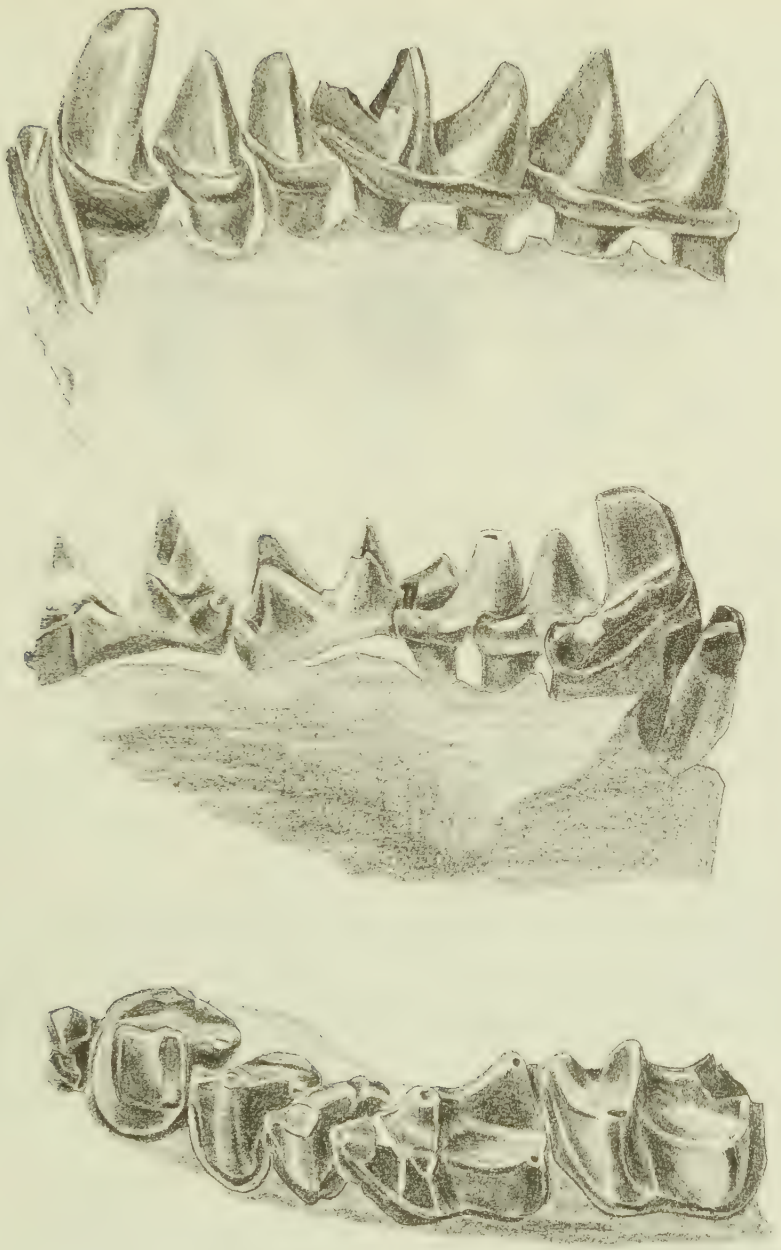


Abb. 42 *Nyctinomus helveticus* von Anwil. Mand. sin., vorderer J–M_2, Al. 186, von labial, lingual und occlusal 15:1

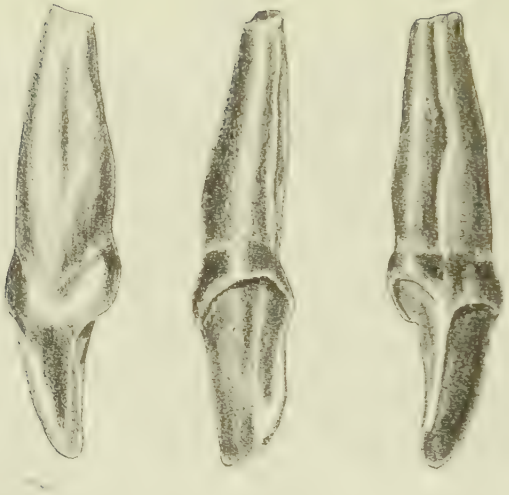


Abb. 43 *Nyctinomus helveticus* von Anwil. J sup. sin., Al. 185, von aussen, vorn und innen 15:1

kann man sehen, dass ein grosser Canin immer zusammen mit einem grossen vorderen Prämolaren auftritt (wie es REVILLIOD für *N. helveticus* beschreibt); auf Unterkiefern mit kleinem Eckzahn jedoch findet man einen, im Verhältnis zum hinteren, kleinen vorderen Prämolaren (vgl. Abb. 42, 45a und 46a). Schliesslich finden sich auch zwei verschiedene Grössen von oberen Eckzähnen. An den übrigen Zähnen sind keine Unterschiede zwischen den beiden Gruppen feststellbar. In den Bereich der individuellen Variation lassen sich diese Differenzen nicht verweisen, denn wenn man beispielsweise die Masse der unteren Eckzähne in ein Koordinatensystem einträgt (vgl. Diagramm 12), bilden sich zwei deutlich begrenzte Anhäufungen ohne Zwischenformen. Handelte es sich bloss um die Variation innerhalb einer Art, so ergäbe sich im Koordinatensystem eine einzige Konzentration, um die — je weiter vom Konzentrationszentrum entfernt, um so spärlicher — die Extreme angeordnet wären.

Sexualdimorphismus

Obwohl die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen, besonders im Verhältnis der beiden unteren Prämolaren, zueinander ganz beträchtlich sind, glaube ich nicht, dass es sich um zwei verschiedene Arten handelt. Viel eher scheint mir ein Sexualdimorphismus im Spiel zu sein, was bei

der Familie der *Molossidae* ja nichts Aussergewöhnliches ist (vgl. *Nyctinomus stehlini*, *Molossus rufus*). Zudem erstrecken sich die Unterschiede nur auf das Vordergebiss, genau den Teil des Gebisses also, wo auch bei anderen Säugetieren (z. B. Primaten, Proboscidiern, Suiden), die Sexualdimorphismen in Erscheinung treten. Bestärkt werde ich in meiner Ansicht durch das Resultat, das eine Auszählung der unteren Eckzähne ergeben hat: Auf 104 grosse kommen 105 kleine Zähne! An oberen Eckzähnen fanden sich 44 grosse und 55 kleine. Die unteren Prämolaren lassen sich in isoliertem Zustand weniger gut bestimmen und sind deshalb schwieriger auszuzählen. Jedoch auch hier lassen sich zwei ungefähr gleich grosse Gruppen unterscheiden.

Ein Indiz, das nach meiner Meinung ebenfalls auf einen Sexualdimorphismus schliessen lässt, ist die recht einheitliche Grösse der Molaren: In ein Koordinatensystem eingetragen, ergab sich, wie aus den Diagrammen 14 und 15 ersichtlich, für die oberen wie für die unteren Molaren jeweils bloss eine Konzentrationsstelle. Gehörten diese Molaren zu zwei verschiedenen Fledermausarten, so wären, wenn auch nicht gerade zwei getrennte Haufen von Punkten, so doch zwei Konzentrationsstellen zu erwarten. Eine Bestätigung meiner Annahme sehe ich schliesslich auch in dem Umstand, dass die Unterschiede genau an denjenigen Zähnen auftreten, an denen Revilliod die Geschlechtsunterschiede von *N. stehlini* aufzeigt: am unteren Canin und den unteren Prämolaren. Von Unterschieden am oberen Canin von *N. stehlini* schreibt Revilliod nichts, da ihm von diesem Zahn bloss die Alveolen bekannt waren.

Bei den zwei Mandibelfragmenten, die Revilliod für die Beschreibung von *N. helveticus* zur Verfügung standen, handelt es sich um solche mit grossem Eckzahn und grossen vorderen Prämolaren. Seine Beschreibung der Art beruht also ausschliesslich auf Resten von männlichen Tieren.

Diagnose für das weibliche Geschlecht

Die von mir für weibliche Individuen von *N. helveticus* gehaltene Gruppe unterscheidet sich von der von Revilliod beschriebenen in folgenden Merkmalen:

1. C inf. viel kleiner (im Durchschnitt 2,0 mm hoch und 1,10 mm lang. C inf. vom ♂: durchschnittlich 2,68 mm hoch und 1,34 mm lang).

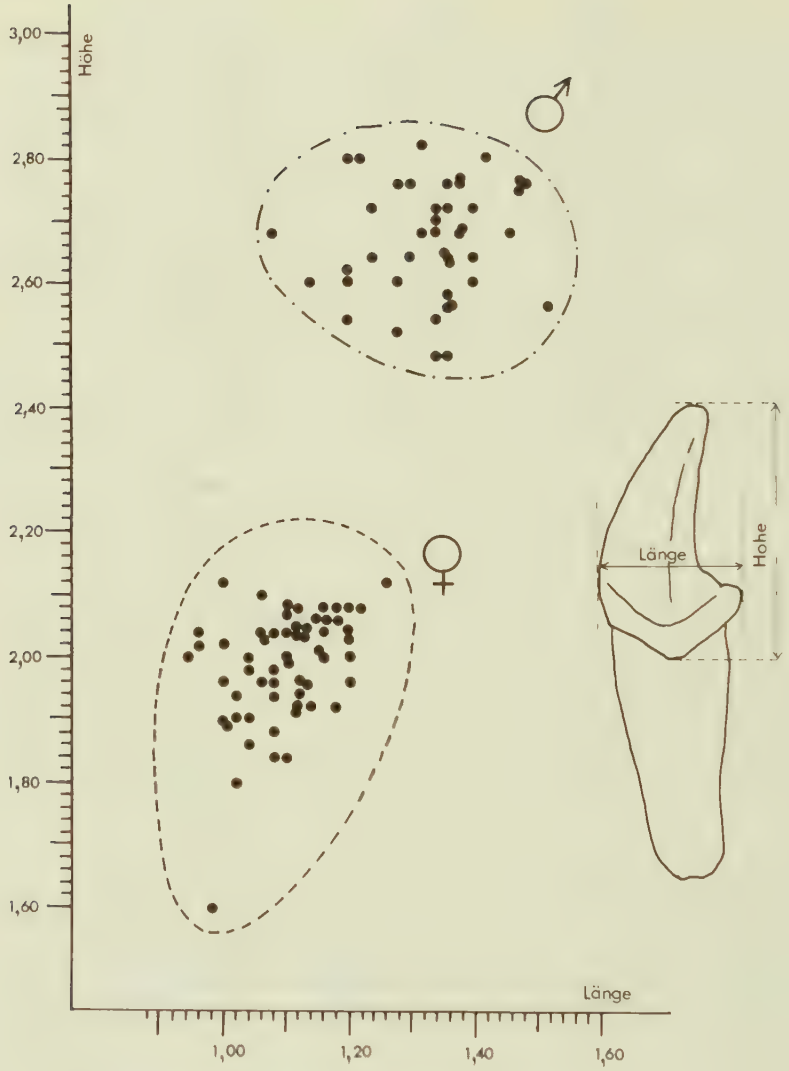


Diagramm 12 Der Grössenunterschied in den unteren Eckzähnen bei den beiden Geschlechtern von *Nyctinomus helveticus* REVILLIOD aus Anwil.

2. Vorderer Prämolar deutlich kleiner als hinterer.
3. Soweit aus den Mandibelresten weiblicher Individuen ersichtlich, sitzen die beiden unteren Prämolaren stärker transversal auf der Mandibel als beim Männchen.

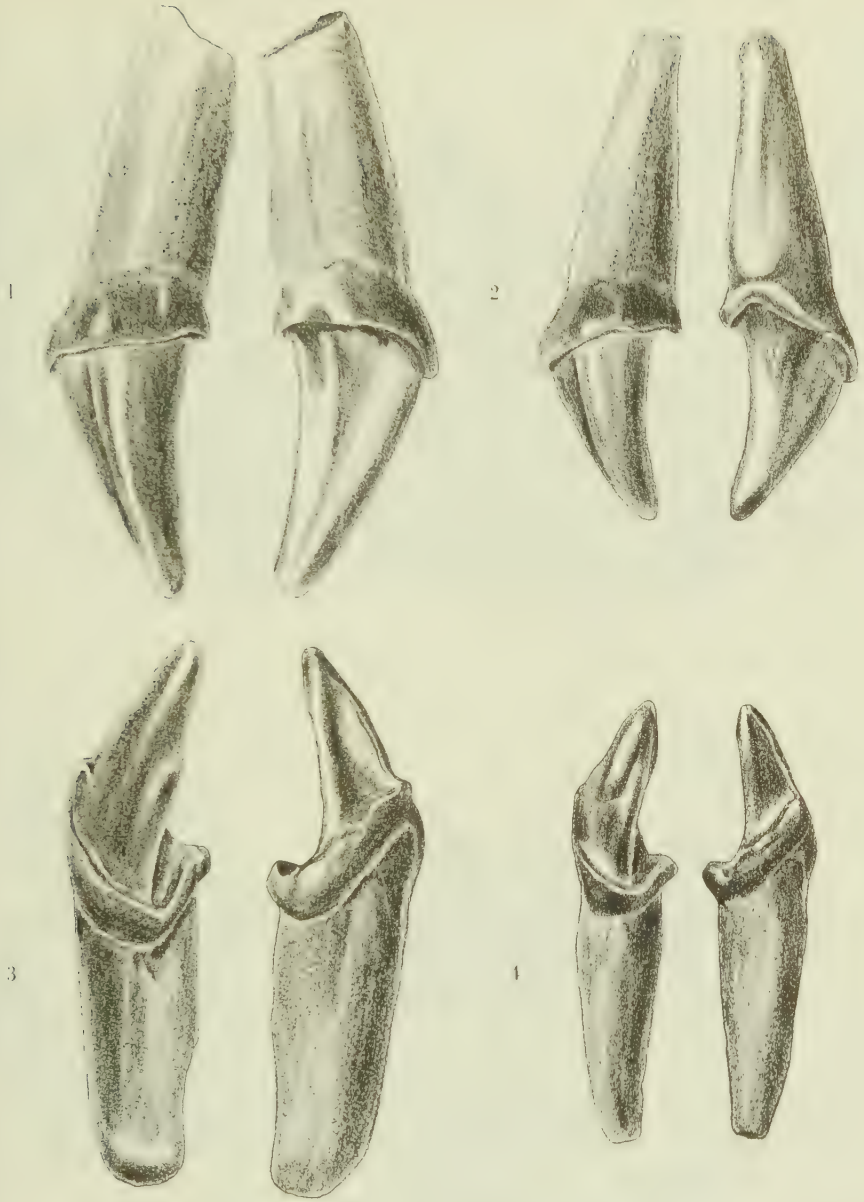
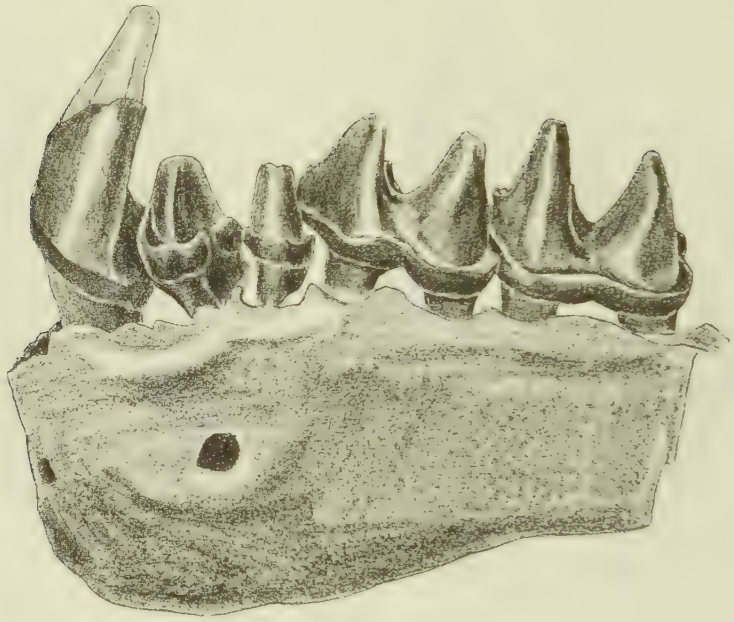


Abb. 44 Der Geschlechtsdimorphismus in den Eckzähnen bei *Nyctinomus helveticus* von Anwil.
1 C sup. ♂, Al. 194, von labial und lingual
2 C sup. ♀, Al. 195, von labial und lingual
3 C inf. ♂, Al. 471, von labial und lingual
4 C inf. ♀, Al. 193, von labial und lingual 15:1

a



b

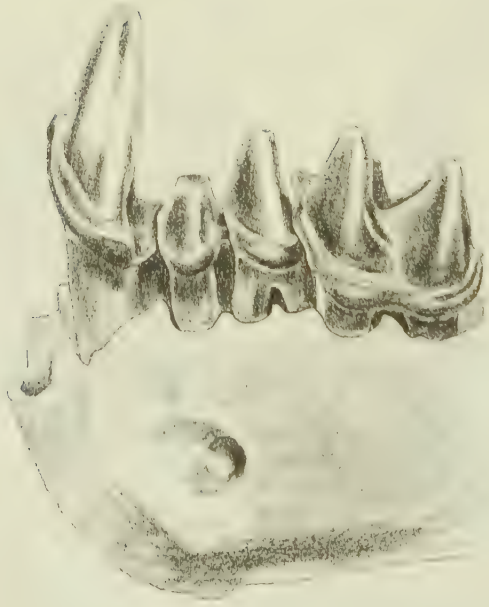
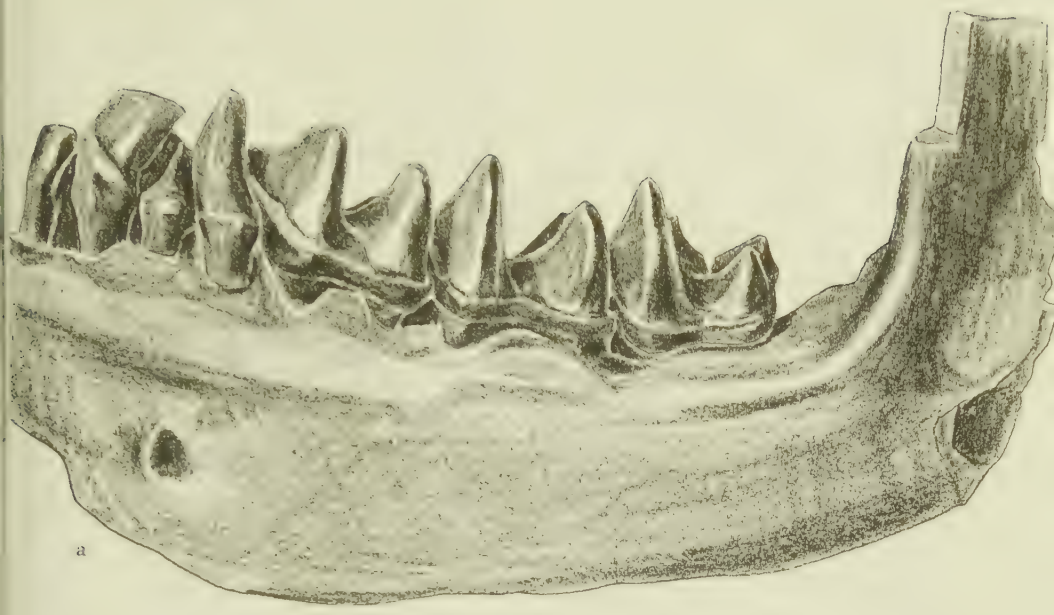
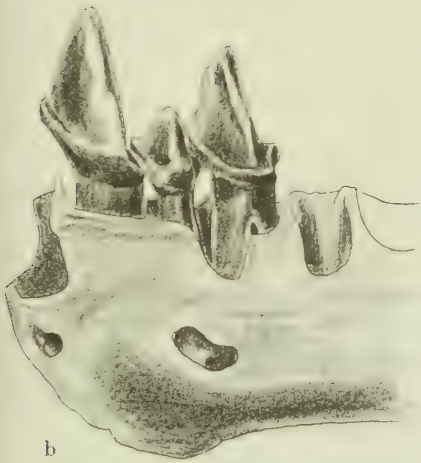


Abb. 45 a *Nyctinomus helveticus* von Anwil, ♂ Mand. sin. C–M_2, Al. 188
b *Nyctinomus stehlini* REVILLIOD, aus dem Aquitanien von Montaigu (Allier). ♂ Mand. sin., C–M_1, S. G. 6243 15:1



a



b

Abb. 46 a *Nyctinomus helveticus* von Anwil, ♀ Mand. sin., vorderer J–M_3 (invers), Al. 187
b *Nyctinomus stehlini* von Montaigu (Allier), ♀ Mand. sin., C–P_4 (invers). S. G. 6245 15:1

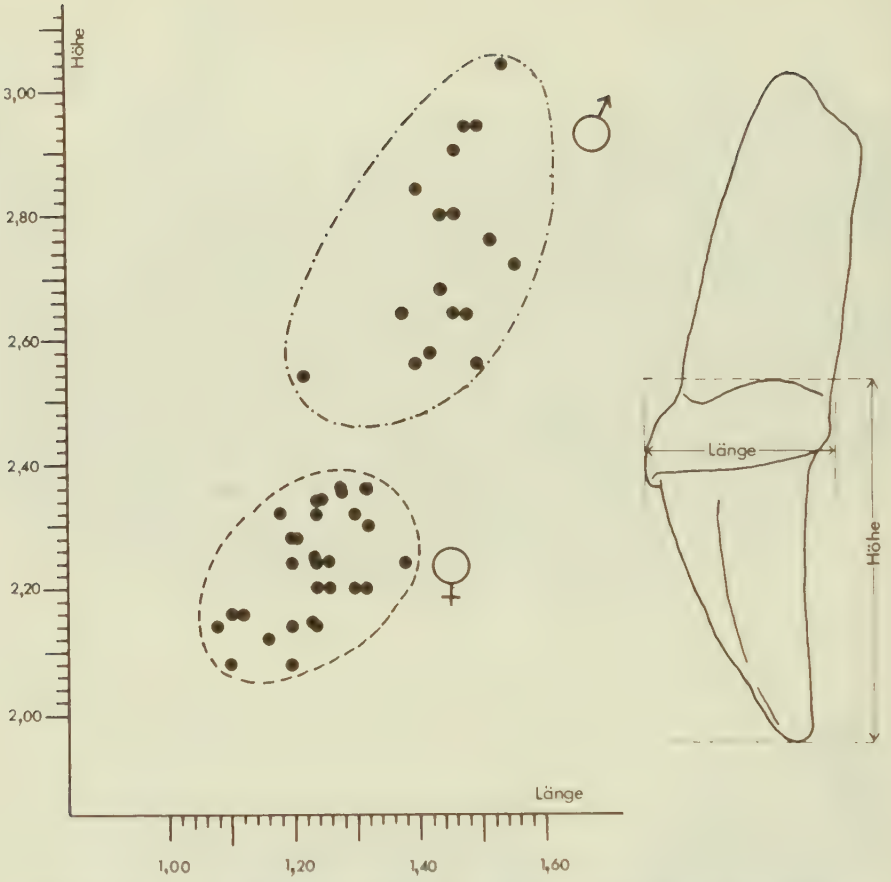


Diagramm 13 Der Grössenunterschied in den oberen Eckzähnen bei den beiden Geschlechtern von *Nyctinomus helveticus* Revilliod aus Anwil.

4. Der Mandibelknochen biegt vorne an der Unterseite des horizontalen Astes nur allmählich nach oben[1], während sie beim ♂ unter dem Eckzahn einen Winkel von nahezu 90° bildet (vgl. Abb. 45 und 46).
5. Oberer Eckzahn ebenfalls ein wenig kleiner als beim ♂ (beim ♀ durchschnittlich 2,24 mm hoch, 1,24 mm lang, beim ♂ durchschnittlich 2,76 mm hoch, 1,44 mm lang) (vgl. Diagramm 13).

[1] Diese Beobachtung stützt sich lediglich auf eine einzige Mandibel eines weiblichen Individuums, an der der Mandibelknochen einigermassen gut erhalten ist. Ich erwähne diesen Unterschied dennoch, weil er bei *Nyctinomus stehlini* und dem rezenten *Molossus rufus* ebenfalls zu beobachten ist.

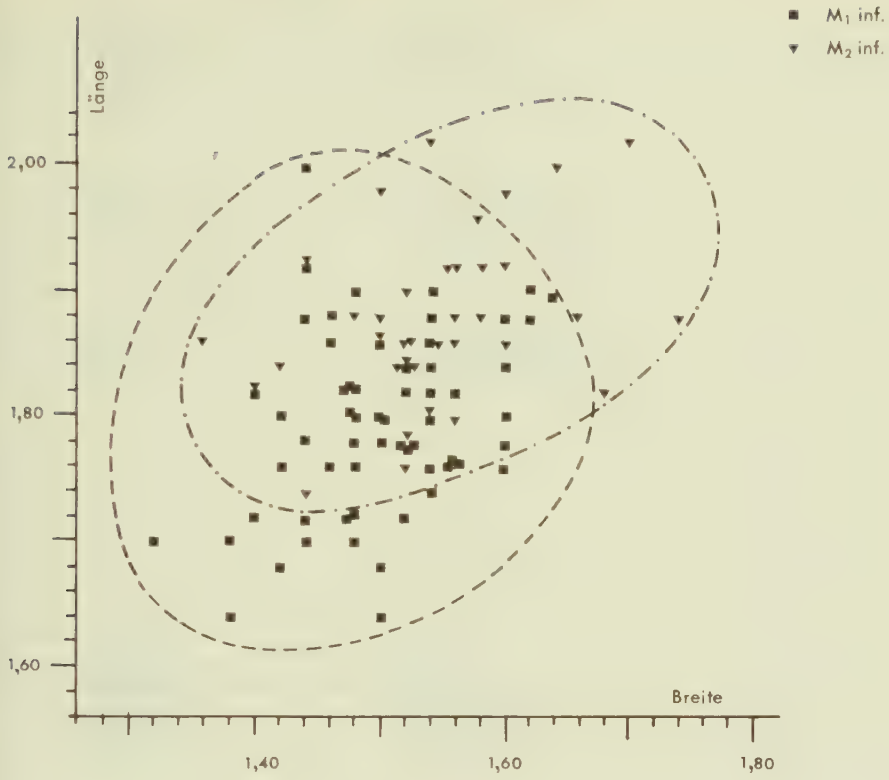


Diagramm 14 Die Variationsfelder der ersten beiden unteren Molaren von *Nyctinomus helveticus* Revilliod sind homogen.

Unterschiede zu verwandten Formen

Nach Revilliod (S. 127) und Westphal (S. 356) liegt der Hauptunterschied zwischen *N. helveticus* und *N. stehlini* im Grössenverhältnis der beiden Prämolaren zueinander. Wenn meine Ansicht, dass die Unterschiedlichkeit der beiden Formen auf einen Sexualdimorphismus zurückzuführen ist, stimmt, dann ist diese Differentialdiagnose nur für das männliche Geschlecht gültig. Um das weibliche Geschlecht auch mit einzubeziehen, muss man andere Unterschiede beibringen. Der Unterschied im oberen Prämolaren, den Revilliod erwähnt, bleibt, wie auch Westphal bemerkt, unsicher, da dieser Zahn von *N. stehlini* nur in einem Exemplar belegt ist. Mit Hilfe des Materials der jüngsten Grabung in Anwil liessen sich indessen weitere Differenzen finden. *Nyctinomus*

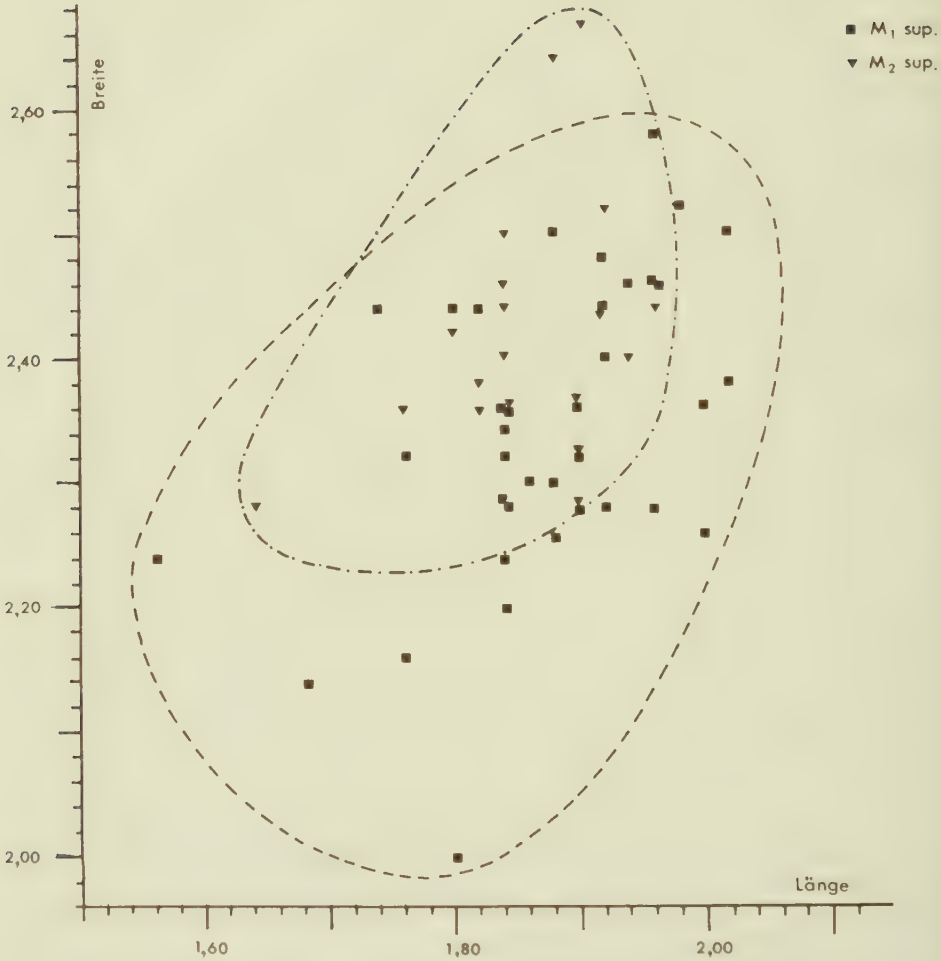


Diagramm 15 Auch im Variationsbereich der ersten beiden oberen Molaren von *Nyctinomus helveticus* REVILLIOD zeichnet sich keine Gruppierung um zwei Konzentrationszentren ab.

stehlini besitzt am hinteren unteren Prämolaren durchwegs zwei isolierte Wurzeln (vgl. Abb. 45 b und 46b). Am vorderen P inf. beobachtet man manchmal zwei Wurzeln, gelegentlich aber nur eine. *N.helveticus* jedoch hat an beiden unteren Prämolaren immer nur eine Wurzel (vgl. Abb. 47), die transversal verbreitert ist und an der Vorderseite eine Einkerbung zeigt. Ausserdem sind die unteren Prämolaren der aquitanen Form schlanker und weniger transversal verbreitert.

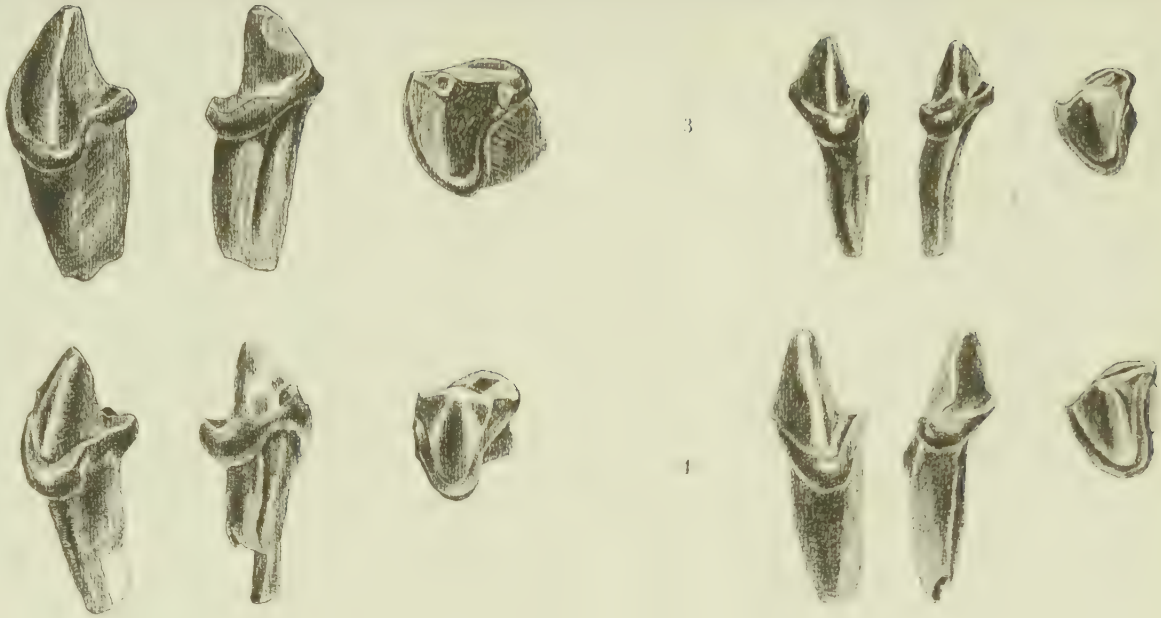


Abb. 47 *Nyctinomus helveticus*. Geschlechtsdimorphismus in den unteren Prämolaren.
1 ♂ P_3 inf. sin., Al. 189
2 ♂ P_4 inf. sin., Al. 190
3 ♀ P_3 inf. sin., Al. 191
4 ♀ P_4 inf. sin., Al. 192

15:1

Schliesslich ist der untere Canin von *N. helveticus* bei beiden Geschlechtern im Durchschnitt etwas kräftiger und stärker nach rückwärts gebogen als bei *N. stehlini*.

Was die Fledermausart aus dem Obermiozän von Böttingen betrifft, so soll sie nach Westphal (1959) im Gebiss von *N. stehlini* nicht zu unterscheiden sein. Demnach dürfte sich die Böttinger Art von derjenigen aus Anwil in den gleichen Gebissmerkmalen unterscheiden wie *N. stehlini*. Zudem besteht noch ein deutlicher Unterschied zwischen *Tadarida sp.* aus Böttingen und *N. helveticus*, den erst die jüngsten Funde von Anwil ans Licht brachten: Bei der Böttinger Art scheint der erste untere Incisiv zweispitzig zu sein (Westphal 1959, Tafel 36, Fig. 2): bei *N. helveticus* dagegen besitzt dieser Zahn nur eine, oben abgeflachte Spitze (vgl. Abb. 42 und 46).

FAMILIE MEGADERMATIDAE ?

CHIROPTER VIII

Material: 1 M_1 inf. 3,64×2,48 mm

Ein enorm grosser unterer Molar, der 1965 in Anwil zum Vorschein kam, stammt zweifellos von einer Fledermaus (vgl. Abb. 35b, VIII). Bis heute ist meines Wissens keine, weder fossile noch rezente, Art der eigentlichen Fledermäuse (Unterordnung *Microchiroptera*) beschrieben, die derart mächtige Zähne besässe. Die Form ist also bestimmt neu: wegen der Dürftigkeit des Materials muss jedoch von der Beschreibung einer neuen Art abgesehen werden.

Dieser einzelne Zahn ist auf der Labialseite sehr hochkronig (vom unteren Kronenrand bis Protoconid-Spitze: 3,54 mm). Die Hügel der Lingualseite sind bedeutend niedriger (vom unteren Kronenrand bis Metaconid-Spitze: 1,56 mm). Auf der Labialseite ist ein kräftiges Cingulum ausgebildet. Das Protoconid ist bedeutend höher als das Hypoconid. Die drei Innenhügel, untereinander etwa gleich hoch, besitzen ungefähr die Höhe des Metaconids. Der Hypoconid-Vorderarm endigt in der Zahnmitte, an der Basis des Verbindungsgrates zwischen Proto- und Metaconid. Der Hypoconid-Hinterarm zieht sich hinter das Entoconid und bildet ein kleines Hypoconulid.

Besonders dieses letzte Merkmal, zusammen mit den grossen Dimensionen und dem hohen, kräftigen Protoconid, lassen eine Zugehörigkeit zur Familie der *Megadermatidae* wahrscheinlich erscheinen.

ORDNUNG CARNIVORA FISSIPEDIA Blumenbach 1791

Bisher sind in Anwil bestimmbare Reste von nur 5 Raubtierarten gefunden worden. Diese gehören 5 Gattungen und 4 Familien an. Ein Einzelzahn konnte nicht näher bestimmt werden. Individuenmässig sind die Carnivoren im Vergleich zu gewissen Kleinsäugetier-Ordnungen in Anwil ebenfalls nur sehr spärlich vertreten.

FAMILIE MUSTELIDAE Swainson 1835

TROCHOTHERIUM SPEC.

Material: Mand. dext. P_4–M_1	Masse:	P_4 sup.	8,3× 5,25	mm
P_4 sup. sin.		Mandibelhöhe unter M_1	11,6	mm
Ulna sin.		M_1 inf.	12,8× 6,3	mm
		P_4 inf.	4,3× 3,0	mm
	Ulna:	Länge	74,2	mm
		Dorsoventraler Durchmesser (am Unterrand der Fossa semilunaris gemessen)	8,4	mm
		Länge von Proximalgelenk und Olekranon (vom Unterrand der F. semilunaris gemessen)	30,2	mm

Bereits 1939 erwähnte Hürzeler in der Faunenliste von Anwil einen Carnivoren, den er mit einem Fragezeichen als *Trochotherium* bestimmte. Diese Bestimmung fusste auf einem isolierten P_1 sup., der neben deutlichen Abweichungen am ehesten an das Homologon von *Trochotherium cyamoides* Fraas erinnert (vgl. Abb. 49). Die Unterschiede zu letzterem bestehen, wie schon Hürzeler feststellte, hauptsächlich im Innenhügel, der weniger voluminös ist und weiter vorne sitzt. «Ferner zeigt die Aussenwand eine deutliche Teilung in einen stärkern vordern Haupthügel und eine schwächere hintere Nebenzacke» (Hürzeler 1939, S. 194). Bei der Grabung in Anwil von 1968 kamen zwei weitere Carnivorenreste zum Vorschein – ein Mandibelfragment und eine Ulna – die den entsprechenden Teilen von *T. cyamoides* sehr ähnlich sehen, jedoch ebenfalls deutliche Abweichungen aufweisen.

Auf dem Mandibelfragment (vgl. Abb. 48) sitzen noch M_1 und P_4, die aber leider sehr stark abgekaut sind. Trotzdem lässt die Kaufläche des M_1 ein Detail erkennen, das meiner Meinung nach den wesentlichsten Unterschied zum M_1 von *T. cyamoides* darstellt: Auf der lingualen Seite des

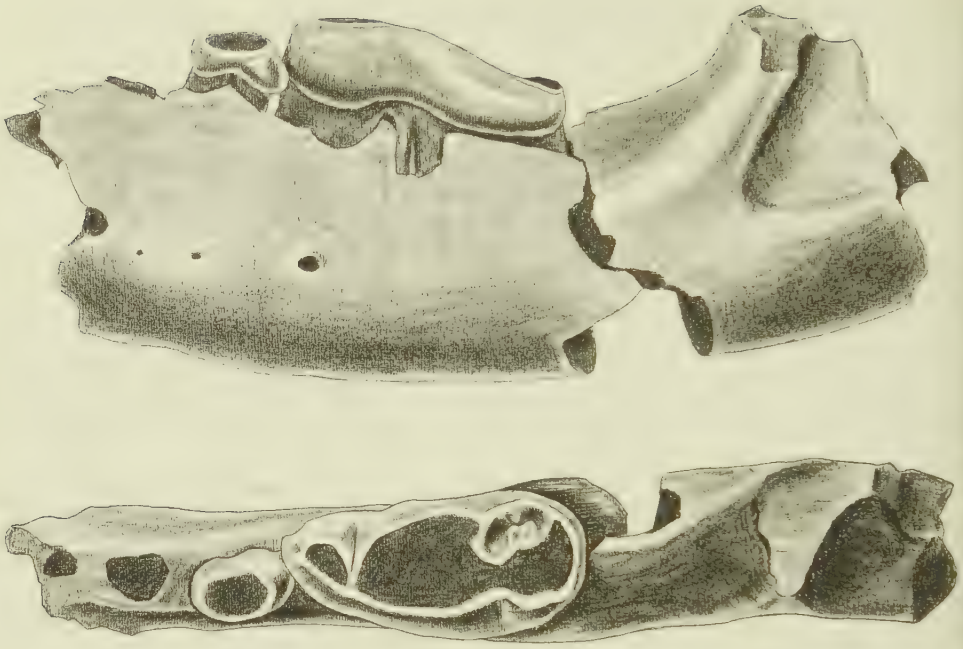


Abb. 48 *Trochotherium* spec. von Anwil. Mand. sin. P_4-M_1 (invers). Al. 166 3:1

Talonids ist eine deutliche Talonidgrube ausgebildet, die am entsprechenden Zahn von *T. cyamoides* fehlt. Verglichen mit den Trochotherium-Resten, die das Basler Museum von Steinheim besitzt, erweist sich der M_1 von Anwil weniger voluminös und kürzer. Ausserdem ist der Mandibelknochen unter dem M_1 bei der Anwiler Form höher (Aussenseite: 11,6 mm gegenüber 9,8 mm bei *T. cyamoides* von Steinheim). Die Position der Foramina ist etwa dieselbe.

Vor dem M_1 befindet sich ein im Verhältnis zu diesem ausserordentlich kleiner, zweiwurzeliger Prämolar. Solche Proportionen zwischen M_1 und P_4 sind für *Trochotherium* sehr typisch. Um mit der Bestimmung dieses Kieferstückes ganz sicher zu gehen, wurde der Knochen auf der Aussenseite unterhalb von M_1 aufgebrochen. Wie erwartet kamen die für *Trochotherium* charakteristischen akzessorischen Würzelchen des M_1 zum Vorschein (vgl. Abb. 48).

Die erwähnte Ulna, übrigens einer der ganz wenigen in Anwil gefundenen Knochen, zeigt am meisten Übereinstimmung mit dem von Helbing 1936 (Tafel II, Fig. 6, a–d) abgebildeten und beschriebenen

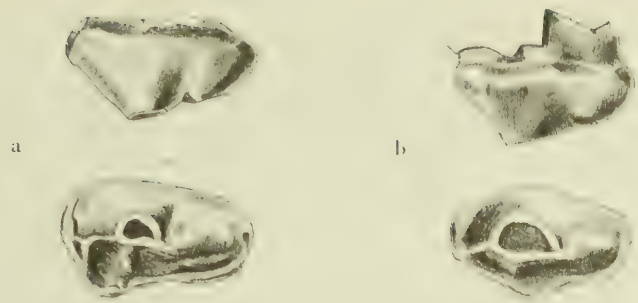


Abb. 49 a *Trochotherium* spec. von Anwil, P_4 sup. sin.. Al. 28
b *Trochotherium cyamoides* FRAAS von Steinheim, P_4 sup. sin., Sth. 754 3:1

Abb. 50 *Trochotherium* spec. von Anwil, Ulna sin., Al. 167 1:1

Stück von *T. cyamoides* aus Steinheim. Sie zeigt die gleiche geschweifte Dorsalfläche und ebenfalls ein nur schwaches Olecranon. Unterschiede zeigen sich vor allem im medialen Rand der Fossa sigmoidea, der beim Anwiler Stück in seiner proximalen Partie weniger stark nach ventral ausgebuchtet ist, und in der gegenüber der Ulna von Steinheim schwächeren Krümmung in der Sagittalebene.

Wie diese Vergleiche zeigen, scheinen die beschriebenen Reste von Anwil einer *T. cyamoides* sehr nahe stehenden Form zu gehören. Es ist deswegen wohl gerechtfertigt, sie in die Gattung *Trochotherium* zu stellen. Um sie der Art *T. cyamoides* zuzuordnen, sind die geschilderten Unterschiede wohl zu gross.

Die Gattung *Trochotherium* besitzt wie die in Anwil ebenfalls vorkommende Insektenfresser-Gattung *Metacordylodon* (vgl. S. 103) ein typisches Knackergebiss, welches darauf hinweist, dass die Tiere von einer hartschaligen Nahrung gelebt haben. Analog letzterer Gattung ist auch bei *Trochotherium* der hintere Teil des Gebisses stark reduziert (im Oberkiefer nur ein Molar, im Unterkiefer zwei, der hintere jedoch sehr klein). Ein Vergleich dieser beiden Gattungen ist sehr aufschlussreich, zeigt er doch, wie Tierformen aus ganz verschiedenen systematischen Einheiten sich unter gleichen Umweltsbedingungen ähnlich spezialisieren können.

Das Genus *Trochotherium* ist bis heute ausschliesslich aus dem oberen Miozän Europas bekannt und nur von sehr wenigen Fundstellen: neben Anwil von Oppeln, Steinheim und La Grive.

FAMILIE VIVERRIDAE Gray 1821

HERPESTES FILHOLI Gaillard 1899

Material: 1 P_4 oder P_3 inf. dext. Al. 168 (vgl. Abb. 51)

Masse: 3,88 × 1,62 mm
Höhe Hauptspitze aussen: 2,60 mm

Der kleinste Carnivorenzahn, der in Anwil gefunden wurde, ein rechter unterer Prämolar, stimmt morphologisch ausgezeichnet mit einem P_4 inf. von Stein am Rhein überein, den Helbing (1928, S. 240) als *Herpestes filholi* bestimmt und abgebildet hat. Vergleiche mit dem Originalstück von Stein am Rhein, das in der Basler Sammlung aufbewahrt wird (O.S.M. 933), bestätigen die Übereinstimmung. Etwas vor der Zahnmitte erhebt sich ein sehr hoher, spitzer Haupthügel (2,66 mm hoch, auf der Aussenseite vom untern Kronenrand gemessen). Etwas hinter diesem, eng angeschmiegt und weiter labial, sitzt ein kleiner Nebenhügel, der nur sehr wenig höher ist als der vor der Hauptspitze ebenfalls labial liegende Vorderhügel. Die Talonidsenke des Zahnes wird von einem halbkreisförmigen Wall umgeben, der auf der Labial- und auf der Lingualseite eine kurze Unterbrechung erleidet. Im lingualen Abschnitt dieses Walls macht sich, unmittelbar vor der Unterbrechungs-

Abb. 51 *Herpestes filholi* GAILLARD von Anwil, P_3 ? inf. sin. (invers), Al. 168 6:1

stelle, ein weiterer, jedoch sehr kleiner Hügel bemerkbar. Der vordere Teil dieses Zahnes ist sehr schmal, die grösste Breite der Krone liegt auf der Höhe des hinteren Aussenhügels. An der Unterseite zeigen sich zwei kräftige, leicht gespreizte Wurzeln, wobei die hintere etwas stärker ausgebildet ist als die vordere.

Der augenfälligste Unterschied zum P_4 von Stein am Rhein liegt in den Dimensionen: Der Anwiler Zahn ist deutlich kleiner (3,88 × 1,62 mm) als jener (4,40 · 1,84 mm), seine Hauptspitze ist jedoch etwas höher (2,60 mm gegenüber 2,48 mm). Möglicherweise handelt es sich beim Prämolaren von Anwil um einen P_3, während der Zahn von Stein am Rhein als P_4 anzusehen ist. Nach der Beschreibung und den Abbildungen von GAILLARD sehen sich nämlich P_4 und P_3 inf. von *H. filholi* sehr ähnlich, und der P_3 erscheint nur wenig kleiner als der P_4 (GAILLARD gibt für den P_4 eine Länge von 4,5 mm an, für P_3 4,0 mm).

Leider steht mir von *H. filholi* von La Grive kein Vergleichsstück zur Verfügung.

GINSBURG hat 1961 ein Mandibelfragment von Sansan aus der Basler Sammlung (Ss. 5340) als *Herpestes aurelianensis* SCHLOSSER bestimmt und *H. filholi* als Synonym von dieser Art aufgeführt. Bereits 1925 hat HELBING die Synonymie von *H. filholi* und *H. aurelianensis* für möglich gehalten. Er hat aber infolge des spärlichen Materials und einiger Unterschiede gezögert, die beiden Arten für identisch zu erklären. Mir liegt ein Abguss des Typus von *H. aurelianensis* aus Pontlevoy vor. Dieses Mandibelstück mit P_4 und M_1 besitzt deutlich grössere Dimensionen als die Exemplare von Anwil, Stein und Sansan, zeigt aber im wesentlichen die gleichen morphologischen Einzelheiten. Ich halte es deshalb für vorsichtiger, die Art *filholi* so lange beizubehalten, als die Identität der beiden Arten nicht durch vollständigere Fundstücke bewiesen werden kann.

SEMIGENETTA MUTATA (FILHOL 1887)

Synonyme: *Viverra sansaniensis* LARTET 1851
Plesictis mutatus FILHOL 1887
Haplogale mutata SCHLOSSER 1897
Viverra steinheimensis FRAAS 1870
Semigenetta steinheimensis HELBING 1925
Material: M_1 inf. dext.

Ein isolierter erster unterer Carnivoren-Molar von Anwil zeichnet sich in erster Linie durch ein, im Vergleich mit dem Trigonid, sehr schmächtiges Talonid aus (vgl. Abb. 52). Das Protoconid ist der kräftigste und höchste Hügel des Zahnes. Nach vorn erstreckt sich die ebenfalls sehr starke Paraconidklinge, deren Spitze, obwohl vorn etwas abgebrochen, was die Höhe anbetrifft, unter den Hügeln dieses Molaren die zweite Stelle einnimmt. Nur um weniges niedriger als das Paraconid ist das Metaconid, das gegenüber dem Protoconid etwas nach hinten verschoben ist.

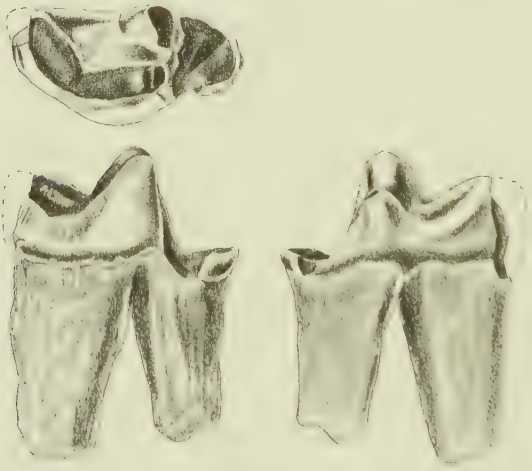


Abb. 52 *Semigenetta mutata* (FILHOL) von Anwil, M_1 inf. sin. (invers), Al. 169, von occlusal, labial und lingual 3:1

Im Talonid lässt sich infolge der starken Usur kein eigentlicher Hügel ausmachen; jedoch kann man auf Grund einer Verdickung des labialen Randwulstes wohl schliessen, dass ursprünglich ein kleines Hypoconid vorhanden gewesen sein dürfte. Die unterschiedlichen Proportionen von Trigonid und Talonid finden auch in der Bewurzelung ein Echo: Die Vorderwurzel ist fast doppelt so breit und kräftig wie die hintere.

Mit dem Reisszahn der im Obermiozän relativ häufigen Art *Semigenetta mutata* stimmt das Anwiler Stück am besten überein. Grosse Entsprechungen zeigt der Anwiler Molar mit der Form von Steinheim, von der mir ein Unterkieferfragment im Abguss vorliegt. Leider lässt sich am Anwiler Reisszahn infolge der starken Abkauung und der Beschädigung der vordern Partie nur die Breite messen. Diese beträgt 5,65 mm (gegenüber 5,50 mm für den entsprechenden Zahn von Steinheim). Die grössenmässige Übereinstimmung scheint also auch bedeutend zu sein. An Unterschieden zwischen den beiden zu vergleichenden Zähnen (wobei ich der Dürftigkeit des Materials wegen nicht sagen kann, ob es sich nur um individuelle Unterschiede handelt) ist nur das etwas kürzere Talonid des Anwiler Zahnes (4,0 mm gegenüber 4,3 mm, von der Spitze des Metaconids nach hinten gemessen) und der stärker entwickelte Einschnitt zwischen Protoconid und Paraconidklinge beim Steinheimer Stück zu erwähnen.

Grössere Differenzen zeigt der M_1 von Anwil zu einem ersten Molaren einer Form aus Rümikon, die 1928 von Helbing als *Semigenetta spec.* beschrieben worden ist. Dieser Reisszahn ist zunächst einmal deutlich kleiner (5,0 mm breit) als der Anwiler, und seine Lingualseite ist etwas vor der Mitte viel stärker eingebuchtet, was dem Zahn in der Aufsicht einen S-förmigen Umriss gibt. Schliesslich liegt das Metaconid auf der Höhe des Protoconids, während es beim Anwiler Zahn, wie schon erwähnt, etwas nach hinten verschoben ist.

Dieser untere Reisszahn von *Semigenetta mutata* aus Anwil mit seinem stark entwickelten Trigonid (speziell Proto- und Paraconid), dem kleinen Metaconid, dem reduzierten Cingulum und Talonid zeigt eine Anpassung an eine extrem carnivore Lebensweise, wobei besonders die sektoriale Funktion des Zahnes in den Vordergrund tritt. Die Anwiler Fauna besitzt im *Soriciden II* und in *Plesiosorex schaffneri* sehr interessante Analoga aus der Ordnung der *Insectivora*. Bei diesen beiden Arten ist das Trigonid des ersten unteren Molaren ebenfalls zu einer Schneide ausgebildet, und die vorher genannten Elemente sowie der hintere Teil des Gebisses sind stark reduziert. Auch in diesem Fall haben sich – wie beim allerdings in diagonal entgegengesetzter Richtung differenzierten Vergleichspaar *Metacorylodon* und *Trochotherium* – Formen aus ganz verschiedenen systematischen Gruppen in ähnlicher Weise spezialisiert.

FAMILIE URSIDAE Gray 1825

URSAVUS BREVIRHINUS (Hofmann 1887)

Material:	Masse:
M_2 inf. sin.	13,6× 8,2 mm
M_1 sup. sin.	13,0×10,6 mm
M_2 sup. dext.	13,9×11,0 mm
? 2 P inf.	8,6× 4,6 mm
	6,9× 4,1 mm

In Anwil ist *Ursavus* bisher durch drei Molaren belegt: zwei untere Prämolaren gehören mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit ebenfalls zu dieser kleinen Bärenform. Der zweite untere Molar ist stark in die Länge gezogen, sehr schmal und flachkronig (vgl. Abb. 53, 1). Ein kräftiger Randwulst, aus dem sich das Metaconid als stärkster Hügel erhebt, umgibt den ganzen Zahn. Gegenüber dem Metaconid, mit diesem durch einen Grat verbunden und weniger deutlich ausgegliedert, liegt das Protoconid. Das Hypoconid, noch etwas niedriger als letzteres, zeichnet sich durch einen lingualwärts gerichteten Sporn aus. An der Stelle, wo das Entoconid sitzen sollte, ist nur eine sehr geringfügige Verdickung des Randwulstes zu erkennen. Der Schmelz ist in der für *Ursavus* charakteristischen Weise gefältelt, besonders in der Talonidsenke und auf der Labialseite. Grosse Übereinstimmung zeigt dieser M_2 mit demjenigen der Mandibel von *U. brevirhinus* von Voitsberg (Steiermark). Der Anwiler Zahn scheint zwar etwas länger, jedoch die strukturellen Einzelheiten sind bei beiden Zähnen die gleichen. Noch bessere Übereinstimmung zeigt der M_2 von Anwil mit dem entsprechenden Zahn der Typusmandibel von Steieregg, die Hofmann 1887 (Tafel X, Fig. 1–4) ebenfalls abgebildet hat. Dieser M_2 ist etwas länger als derjenige von Voitsberg und besitzt zudem, wie das Anwiler Stück, den lingualwärts gerichteten Hypoconidsporn.

Auch in den oberen Molaren entsprechen sich die Formen von Voitsberg und Anwil sehr gut (vgl. Hofmann 1892, Tafel II, Fig. 1). Der M_1 sup. (Abb. 53, 2) von Anwil zeigt den gleichen Umriss mit der abgeschrägten Vorderseite. Der Paraconus, höchster Hügel des Zahnes, ist mit dem bedeutend schwächern Metaconus durch einen Grat verbunden, der sich von beiden Aussenhügeln auch nach vorn, bzw. hinten bis zum Zahnrand fortsetzt. Die Innenhügel sind weniger stark ausgegliedert als die äussern; der Hypoconus, durch einen Quergrat mit dem Metaconus verbunden, ist etwas höher als der Protoconus. Die Lingualseite der Innenhügel ist beim Anwiler M_1 wie bei demjenigen von Voitsberg besonders stark gefältelt.

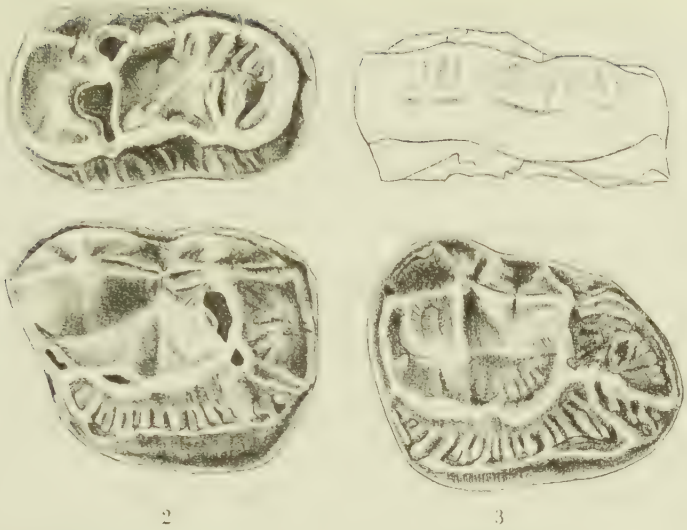


Abb. 53 *Ursavus brevirhinus* (HOFMANN) von Anwil.
1 M_2 inf. sin., Al. 170, von occlusal und labial
2 M_1 sup. sin., Al. 171
3 M_2 sup. sin. (invers), Al. 172 3:1

Der M_2 sup. (Abb. 53, 3) von Anwil ist seinem vorderen Nachbarn in der Zahnreihe sehr ähnlich, ist im hintern Teil jedoch etwas verschmälert, dafür länger und stärker abgerundet. In diesem Merkmal unterscheidet er sich vom M_2 sup. von Voitsberg, der eine weniger ausgezogene und verschmälerte Hinterpartie aufweist. Diesem Unterschied kommt keine grosse Bedeutung zu, handelt es sich doch beim M_2 sup. von *Ursavus*, soviel wir wissen – ein M_3 sup. wurde bisher noch nie gefunden –, um einen endständigen Zahn, dessen hintere Partie allgemein grossen Variationen unterliegt. Hinsichtlich dieses hinten ausgezogenen M_2 sup. stimmt die Form von Anwil sehr gut mit *U. brevirhinus* von Oppeln und Neudorf überein. Der M_2 sup. von Anwil zeigt noch einen weitern Unterschied zu demjenigen der Typusart von Voitsberg: Während bei diesem vom hinteren Trigonumschenkel ein Grat lingualwärts zieht, zweigen beim Anwiler Zahn an derselben Stelle zwei Gräte ab. Der kräftigere verläuft nach hinten, der schwächere, der wohl dem erwähnten Grat des M_2 sup. von Voitsberg entspricht, geht nach lingual. Auch in dieser Beziehung gleichen sich die M_2 sup. von Anwil und Oppeln. Bei demjenigen von letzterer Fundstelle scheint jedoch, nach der Abbildung von WEGNER zu schliessen (1913, Tafel XII, Fig. 17), der lingualwärts gerichtete Grat zu fehlen.

Dem *Ursavus* von Steinheim, von dem mir ein Ober- und ein Unterkieferfragment vorliegen, entspricht die Form von Anwil ebenfalls recht gut, sowohl was die Morphologie der Zähne als auch deren Grösse betrifft. Ein Unterschied zeigt sich am M_1 sup., der bei der Steinheimer Form hinter dem Metaconus noch einen kleinen Hügel, ein Metastyl, besitzt, das dem Anwiler Stück fehlt. Ferner ist der M_2 sup. von Steinheim vorne etwas schmäler und hinten breiter als der entsprechende Zahn von Anwil.

Zu *Ursavus* von La Grive schliesslich, von Gaillard 1899 als *U. primaevus* beschrieben, zeigt die Form von Anwil erhebliche Unterschiede. Neben den grössern Dimensionen sind es vor allem die kräftigeren Hügel, welche die Art aus La Grive auszeichnen. Während beim Anwiler M_2 inf. ein Hypoconid nur andeutungsweise vorhanden ist und ein Hypoconulid ganz fehlt, sind bei einem mir vorliegenden M_2 inf. von La Grive beide Hügel sehr deutlich zu erkennen. Am M_1 sup. zeigen sich die Differenzen hauptsächlich im Metaconus, der beim Anwiler Stück bedeutend kleiner ist als der Paraconus, während beim M_1 des Holotypus von *U. primaevus*, von dem mir ein Abguss zur Verfügung steht, beide Aussenhügel nahezu gleich gross sind. Der M_2 sup. des Holotypus von La Grive übertrifft mit seinen gewaltigen Dimensionen alle entsprechenden, bisher aus dem Miozän bekannten Ursavuszähne.

Wie bereits oben erwähnt, wurden in Anwil zwei Prämolaren gefunden, die sehr wohl zu *Ursavus* passen könnten. Eine Zugehörigkeit zu dem grössenmässig nicht sehr verschiedenen *Pseudarctos* ist jedoch nicht auszuschliessen. Der grössere der beiden, wohl ein P_4 inf. sin., besitzt eine nicht sehr hohe, einspitzige Krone und zwei kräftige Wurzeln. Der Labialseite zieht sich ein Cingulum entlang, bildet am hintern Zahnende eine kleine Erhebung und setzt sich nach lingual fort. Von der Zahnmitte zieht es steil nach oben zur Hauptspitze. Von letzterer ziehen sich nach vorn und nach hinten je eine deutliche Kante nach unten. Der andere Prämolar sieht diesem, abgesehen von seinen geringern Dimensionen, sehr ähnlich. Er ist wohl als rechter P_3 inf. zu deuten. Beide Prämolaren passen gut zu den Prämolaren von *Ursavus brevirhinus*, die Hofmann (1887, Tafel X) und Zapfe (1950) abgebildet haben.

Die Gattung *Ursavus* ist vom Burdigalien bis ins Pontien bekannt. In der Schweiz ist sie ausser von Anwil durch einen guterhaltenen Unterkiefer der Art *U. intermedius* aus den mittelmiozänen Braunkohlen von Käpfnach (Zürich) belegt (vgl. Helbing 1928).

UNTERFAMILIE AMPHICYONINAE Trouessart 1885

PSEUDARCTOS AFF. BAVARICUS Schlosser 1899

Material:	2 M_2 sup. sin.	Masse:	9,3 × 14,2 mm, Innenbreite 7,7 mm
			10,0 × 14,7 mm, Innenbreite 8,4 mm
	? M_3 inf. dext.		10,0 × 8,0 mm

Zwei obere Carnivoren-Molaren von Anwil scheinen mir zu *Pseudarctos* zu gehören. Lange Zeit war ich mir nicht im klaren, ob es sich bei den zwei Zähnen, welche sich untereinander nicht unerheblich unterscheiden, um zwei M_2 sup. handelt oder um einen M_1 und einen M_2 sup. Durch Vergleiche mit anderen Formen und durch Diskussionen mit meinem Kollegen Elmar Heizmann bin ich zur Überzeugung gelangt, dass beide Zähne als M_2 sup. anzusehen sind. Der eine (Al. 174, Abb. 54), zweifellos

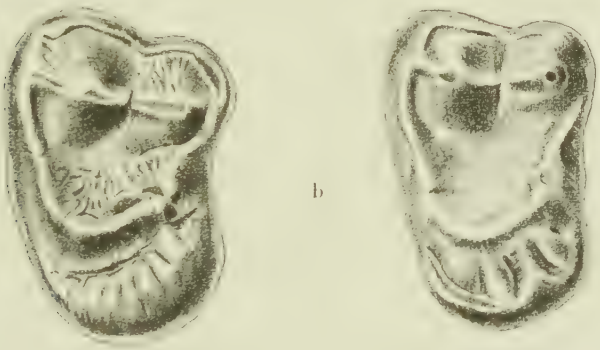


Abb. 54 *Pseudarctos aff. bavaricus* Schlosser von Anwil. M_2 sup. sin., a: Al. 173, b: Al. 174 3:1

ein M_2, zeigt recht gute Übereinstimmung mit dem entsprechenden Exemplar der mir vorliegenden Zahnreihe von Göriach, die von Helbing (1937, Fig. 1b, S. 9) beschrieben und abgebildet wurde. Einzig im lingualen Teil ist er etwas kürzer als dieser, und sein Protoconid, mit den beiden U-förmig daran anschliessenden Trigonumschenkeln, ist mehr nach labial verschoben. Dadurch wird auch der innere Basalwulst etwas breiter. Der Paraconus besitzt an beiden Zähnen etwa die gleiche Höhe und ist deutlich kräftiger als der Metaconus.

Der zweite Zahn (Al. 173, Abb. 54) erweist sich als für einen M_2 sup. weniger typisch, zeigt er doch einige Merkmale, die nach Helbing eher

den M_1 auszeichnen: einen stärker entwickelten, weiter vorne liegenden Protoconus, einen schärferen, eher V-förmigen Winkel zwischen den beiden Trigonumschenkeln; ein kräftigeres Aussencingulum; eine Aussenseite, die in einem spitzen Winkel zur Querachse des Zahnes steht. Andere und meiner Meinung nach wesentlichere Merkmale sind eher für einen M_2 charakteristisch: die geringe Höhe der Aussenhügel; der gegenüber dem Protoconus schwach entwickelte Metaconus, die relativ bedeutende Länge der lingualen Zahnpartie. In diesen Merkmalen unterscheidet sich dieser Zahn nicht nur vom vorher beschriebenen M_2 von Anwil, sondern auch vom M_2 sup. von Göriach. Eine weitere Besonderheit, die diesen Zahn auszeichnet, ist die starke Konkavität der Kaufläche und eine Verdrehung der Lingual- gegenüber der Labialseite, wie sie auch bei den obern Molaren anderer Amphicyoniden zu beobachten ist.

Einen knopfförmigen M_3, der mit ziemlicher Sicherheit einem bärenartigen Carnivoren gehört hat, bestimme ich mit Vorbehalt als M_3 inf. von *Pseudarctos*. Die Zugehörigkeit dieses Zahnes zu *Ursavus*, der grössenmässig auch in Betracht käme, scheint weniger wahrscheinlich, da dessen M_3 inf. einen nahezu runden Umriss aufweist, während dieses Stück einen eher elliptischen besitzt. Ein M_3 sup. von *Ursavus* ist, wie bereits erwähnt, bis heute nicht bekannt und hat dieser Gattung, aus der ausgezogenen, manchmal verlängerten Hinterpartie des M_2 sup. zu schliessen, wahrscheinlich bereits gefehlt. Der besagte Zahn aus Anwil ist nicht einfach zu orientieren, da er nur äusserst schwache Hügel besitzt und keine Kontaktfacette zu erkennen ist. Da das Protoconid den kräftigsten Hügel der untern Molaren von *Pseudarctos* darstellt, orientiere ich diesen Zahn in der Weise, dass der stärkste Hügel vorn aussen zu liegen kommt. Demnach wäre dieses Stück als rechter M_3 inf. zu betrachten. Auf der gleichen Seite wie das Protoconid, weiter hinten, ist ein zweiter, etwas schwächerer Hügel zu erkennen, wohl das Hypoconid. Vom Protoconid zieht sich ein Randwulst zunächst der Vorderseite, dann der Lingual- und Hinterseite des Zahnes entlang bis zum Hypoconid. Dieser Wulst ist genau wie die Senke, die er umgibt, stark gefältelt und zerklüftet. Aus der zentralen Senke erhebt sich vorn, auf der Höhe des Protoconids, ein kleines Hügelchen, das vielleicht als Metaconid interpretiert werden kann.

Im Vergleich zum M_3 inf. von Göriach zeigt das Anwiler Stück grössere Dimensionen, ist hinten breiter und besitzt einen stärker chagrinierten Schmelz. Wie beim Anwiler Zahn ist bei demjenigen von Göriach das Protoconid der kräftigste Hügel und liegt ziemlich weit innen. Das

Hypoconid ist lediglich angedeutet und wie beim Anwiler Stück mit dem Protoconid durch den Randwulst, der zuerst um den ganzen Zahn herum zieht, verbunden.

Die Gattung *Pseudarctos* ist von verschiedenen Fundorten vom Burdigalien bis ins Pontien bekannt. Alle bis heute bekannten Formen wurden von Kuss (1965) zur selben Art, *P. bavaricus*, gestellt. Um den teilweise bedeutenden Unterschieden zwischen den diversen Formen gerecht zu werden, hat dieser Autor verschiedene Unterarten geschaffen. Demnach gehörte die Anwiler Form, zusammen mit jener von Göriach und der Typusform für das Genus von Tutzing, zu der Unterart *bavaricus bavaricus*. Im Vergleich mit der systematischen Einteilung anderer fossiler und besonders rezenter Säugetiergruppen erscheint der Artbegriff bei Kuss zu weit gefasst. Seine Einteilung, nach der jede Epoche ihre eigene Unterart hat, suggeriert die Existenz einer einzigen Entwicklungslinie. Für eine solche Annahme reichen die Reste von *Pseudarctos* vorderhand nicht aus. Ich halte es deshalb für angebracht, die von Kuss aufgestellten Unterarten zu Arten aufsteigen zu lassen.

FAMILIE INDET.

CARNIVOR GEN. ET SPEC. INDET.

Material: 1 Einzelzahn, Al. 175, 16,8 × 6,9 mm (Abb. 55)

Ein äusserst merkwürdiger Einzelzahn konnte nicht bestimmt werden. Mit ziemlicher Sicherheit handelt es sich um einen obern Prämolaren eines mittelgrossen Raubtieres. Der Zahn ist sehr lang und schmal, zeigt zwei hintereinander liegende Hügel, wobei der hintere, kleinere, zwei Spitzen aufweist. Der vordere Hügel ist höher als der hintere und erstreckt sich über $^2/_3$ der Zahnlänge. An seiner Vorderseite zieht sich eine scharfe Kante nach vorn. Die ganze Krone ist von einem Cingulum umgeben, das nur auf der Mitte der Labial- und der Lingualseite unterbrochen ist. Auffällig ist die Schmelzrunzelung der Labialseite. Die Unterseite des Stückes zeigt die Ansatzstellen von zwei Wurzeln.

Ungewöhnlich an diesem Zahn ist vor allem das Fehlen eines Innenhügels. Für einen oberen Prämolaren eines Feliden, etwa eines Machairodontiden, welchem der Innenhügel fehlt, ist der Zahn viel zu lang und die Krone zu niedrig. Ausserdem weisen solche Zähne keine Schmelzrunzelung auf. Letztere lässt sich in sehr ähnlicher Weise bei Zähnen von

Abb. 55 *Carnivor* gen. et spec. indet. von Anwil. P sup. sin. ?, Al. 175. von labial ?, occlusal und lingual ? 3:1

Ursavus beobachten. Der obere P_4 von dieser Gattung, der als einziger in Frage käme, ist jedoch wesentlich kürzer und besitzt einen deutlichen Innenhügel. Dass es sich bei diesem Zahn eventuell um einen Milchzahn handelt, ist nicht ausgeschlossen, da sein Schmelz relativ dünn ist. Da intensives Suchen nach vergleichbaren Stücken in Sammlungen und in der Literatur keinerlei positives Ergebnis zeitigte und mir einige hervorragende Kenner fossiler Säugetiere keine Angaben über die Zugehörigkeit dieses Zahnes machen konnten, bin ich der Ansicht, dass er von einer unbekannten, neuen Form stammt.

ORDNUNG RODENTIA Bodwich 1821

FAMILIE SCIURIDAE Gray 1821

Die Sciuriden gehören sowohl hinsichtlich der Arten- wie auch der Individuenzahl im allgemeinen zu den selteneren Elementen einer Fauna. In Anwil jedoch plaziert sich diese Familie mit 349 Einzelzähnen innerhalb der Nagetiere (nach den Cricetiden und Gliriden) an dritter Stelle. Diese Einzelzähne verteilen sich auf 6 Gattungen mit je einer Art. Wie die hohen Artenzahlen der *Gliridae* und *Cricetidae* von Anwil ist auch diejenige der *Sciuridae* ganz aussergewöhnlich und dürfte kaum an einer anderen Fundstelle registriert worden sein.

Sehr aufschlussreich ist auch, dass neben 5 Arten von Flughörnchen in Anwil nur eine einzige eigentliche Eichhörnchenart gefunden worden ist, Es fanden sich also ausschliesslich arboricole Formen, dagegen keine einzige, von der man annehmen kann, sie habe auf dem Boden gelebt, wie etwa *Citellus* oder *Heteroxerus*. Die ausserordentlich hohe Zahl von arboricolen Formen und das vollständige Fehlen von bodenbewohnenden Steppenformen stimmt sehr gut mit dem Bild überein, das man sich nach den Verhältnissen bei den Gliriden von der Ökologie Anwils im Obermiozän machen kann. Ein Vergleich mit dem Biotop der Fundstelle Neudorf a. d. March ist an dieser Stelle sehr aufschlussreich. Nach den Autoren, die über diese Fundstelle gearbeitet haben (Schaub & Zapfe und Fejfar), soll dort zu Lebzeiten der Tiere ein trockener Buschwald gestanden haben. Bis heute sind von Neudorf nur ganz wenige Reste eines einzigen *Sciurus* bekannt. Gliriden gehören zu den Seltenheiten, und Sciuropteren fehlen ganz. In Anwil dürften, nach der grossen Zahl der Sciuriden und Gliriden zu schliessen, die ökologischen Verhältnisse ganz anders gewesen sein. Ein feuchter, vielleicht tropischer Wald, wie er in den Gebieten vorkommt, wo heute die meisten Flughörnchen leben – etwa auf dem indomalaiischen Archipel –, dürfte den Vorstellungen, die man sich vom Lebensbild der Anwiler Fauna machen kann, am besten entsprechen.

SCIURUS BREDAI H. von Meyer 1848

Synonym: *Sciurus spermophilinus* Depéret 1887
Material: Mand. sin. P_4–M_3
175 Einzelzähne

Diese für das obere Miozän charakteristische Sciuridenart wurde auch in Anwil reichlich gefunden. Sie zeigt neben einigen Abweichungen in den

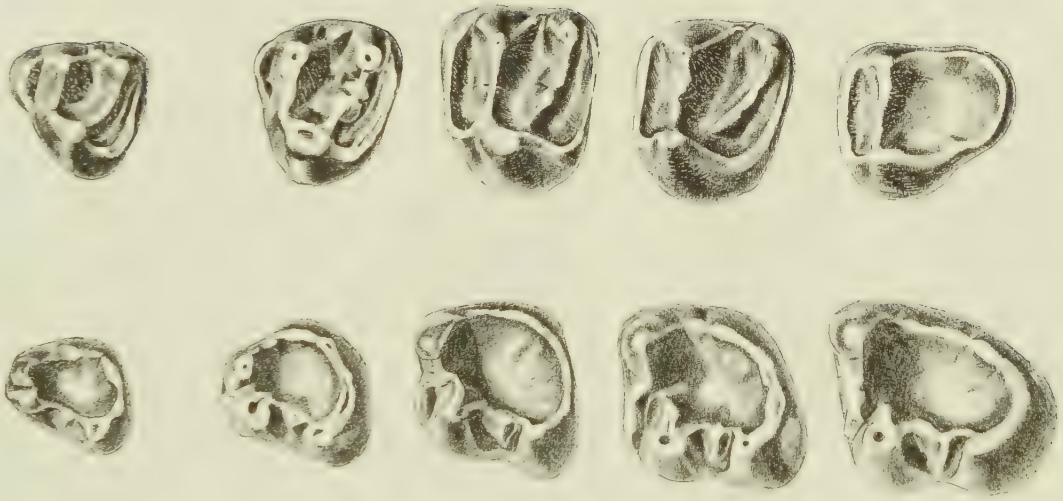


Abb. 56 *Sciurus bredai* H. von Meyer von Anwil.
1 Maxillarbezahnung D_4, P_4–M_3 sin. (zusammengesetzt); D_4: Al. 204, P_4: Al. 205, M_1: Al. 206, M_2: Al. 207, M_3: Al. 208
2 Mandibularbezahnung D_4, P_4–M_3 sin. (zusammengesetzt); D_4: Al. 199 (invers), P_4: Al. 200, M_1: Al. 201, M_2: Al. 202, M_3: Al. 203 12:1

Zähnen das gleiche Muster wie der rezente *Sciurus vulgaris*. Bei den in Anwil gefundenen Zähnen (vgl. Abb. 56) sind beträchtliche Variationen in der Ausbildung einzelner Merkmale zu beobachten. Das Mesostylid beispielsweise, von dem an den meisten Zähnen nicht eine Spur zu sehen ist, tritt an einigen Zähnen ganz deutlich in Erscheinung. Gleich verhält es sich mit dem Entoconid: Meist ganz im Verbindungsgrat Metaconid-Hypoconid aufgegangen, tritt es bei einigen Exemplaren als deutliche Verdickung dieses Grates zutage. An den oberen Zähnen ist es vor allem das Mesostyl, das ziemlichen Variationen unterliegt: Manchmal ist es am Paraconus angehängt, oft steht es isoliert und in einigen Fällen fehlt es überhaupt.

In Anwil sind auch Milchzähne von *S. bredai* gefunden worden. Der untere Milchzahn gleicht sehr stark dem Prämolaren, ist aber kleiner und vor allem wesentlich schmäler. Vorn erheben sich zwei kräftige Hügel, wobei der linguale den labialen in der Höhe wesentlich übertrifft. Der obere Milchzahn gleicht weniger dem oberen P_4, da seine Labialseite durch die Ausbildung eines kräftigen vorderen Hügels stark verlängert ist. Der obere Milchzahn zeigt also, wenigstens was den Umriss betrifft, Ähnlichkeit mit dem oberen Prämolaren von *S. vulgaris*.

Der Anwiler *Sciurus bredai* stimmt gut mit der Art aus La Grive überein. Um Grössenvergleiche anzustellen, fehlt mir leider ausreichendes Material von La Grive. Gegenüber der Form von Vieux Collonges (nach Mein 1958 *S. aff. bredai*) erweist sich die Anwiler Form – wie auch die von La Grive – als grösser. In morphologischer Hinsicht jedoch ist die Übereinstimmung ebenfalls beträchtlich.

Verbreitung der Art

Sciurus bredai besitzt sowohl eine grosse stratigraphische als auch geographische Verbreitung. Die Art ist – wenn man *S. aff. bredai* von Vieux Collonges dazurechnet – vom unteren Helvétien bis ins oberste Miozän bekannt. Neben den «klassischen» Fundstellen von *Sciurus bredai* wie Oeningen (Typlokalität), La Grive, wurde die Art auch im Flinz bei München und an einigen anderen bayrischen Fundstellen (nach Black *S. aff. bredai*) gefunden. Die wohl am weitesten voneinander entfernten Fundstellen, von denen die Art nachgewiesen ist, dürften Manchones in Spanien (vgl. de Bruijn) und Oppeln in Polen (vgl. Kowalski 1967) sein.

MIOPETAURISTA ALBANENSIS (MAJOR 1893)

Synonyme: *Sciuropterus albanensis* MAJOR 1893
Sciurus goeriachensis HOFMANN 1893
Sciurus gibberosus HOFMANN 1893
Sciuropterus jourdani GAILLARD 1899
Material: Max. sin. M_1–M_2
121 Einzelzähne
47 Fragmente

Unter den Flughörnchen Anwils ist diese grosse Art bei weitem die häufigste. Charakteristisch für ihre Zähne sind vor allem die komplizierte Schmelzrunzelung und die zahlreichen Fältchen und Sekundärgrätchen, die den primären Bauplan verwischen. *M. albanensis* ist etwas kleiner als die rezente Art *Petaurista petaurista*.

Die unteren Molaren (vgl. Abb. 57, 2) zeigen deutlich die vier Haupthöcker, wobei Proto- und Metaconid die beiden hinteren Höcker sichtlich an Höhe übertreffen. Das Entoconid erhebt sich klar aus dem Posterolophid und auch Mesoconid und Mesostylid sind immer profiliert ausgebildet. Vom Protoconid zieht sich das Metalophid, halbmondförmig nach hinten gebogen, zum Metaconid. Das Vordercingulum, das ebenfalls die beiden Vorderhügel verbindet, ist meist stark nach vorn ausgebuchtet. Auf diese Weise entsteht zwischen Vordercingulum und Metalophid eine abgeschlossene Senke («anterior valley» nach JAMES). Der Wall, der die zentrale Depression umgibt, ist nur an einer Stelle, zwischen Mesostylid und Entoconid, unterbrochen. Von allen Seiten, besonders stark jedoch vom Posterolophid, ziehen sich Sekundärgrätchen in die zentrale Depression. Das Vordercingulum ist meist auch gerunzelt. Der M_1 inf. ist gegenüber dem M_2 vorne schmäler, und die beiden Vorderhügel liegen näher beisammen; auch ist der M_2 länger. Der M_3 ist noch mehr in die Länge gezogen, sein Protoconid ist gegenüber dem Metaconid etwas nach hinten verschoben. Der untere Prämolar sieht dem M_1 sehr ähnlich, ist auch fast gleich gross, jedoch ist er vorn noch stärker verschmälert, so dass die beiden Vorderhügel auch näher beisammen liegen. Der untere Milchzahn (vgl. Abb. 57, 3) sieht wie eine verkleinerte Ausgabe des Prämolars aus und zeigt die gleichen morphologischen Details wie dieser.

Die oberen Molaren (vgl. Abb. 58, 2) sind durch einen sehr kräftigen Protoconus und einen etwa gleich hohen Paraconus gekennzeichnet. Der Metaconus ist etwas schwächer entwickelt. Hinter dem Protoconus erscheint meist ganz deutlich ein Pseudypoconus (nach STEHLIN & SCHAUB). Ein kräftiger Metaconulus ist immer vorhanden. Etwas schwächer, aber doch meist als solcher erkennbar, ist der Protoconulus ausge-

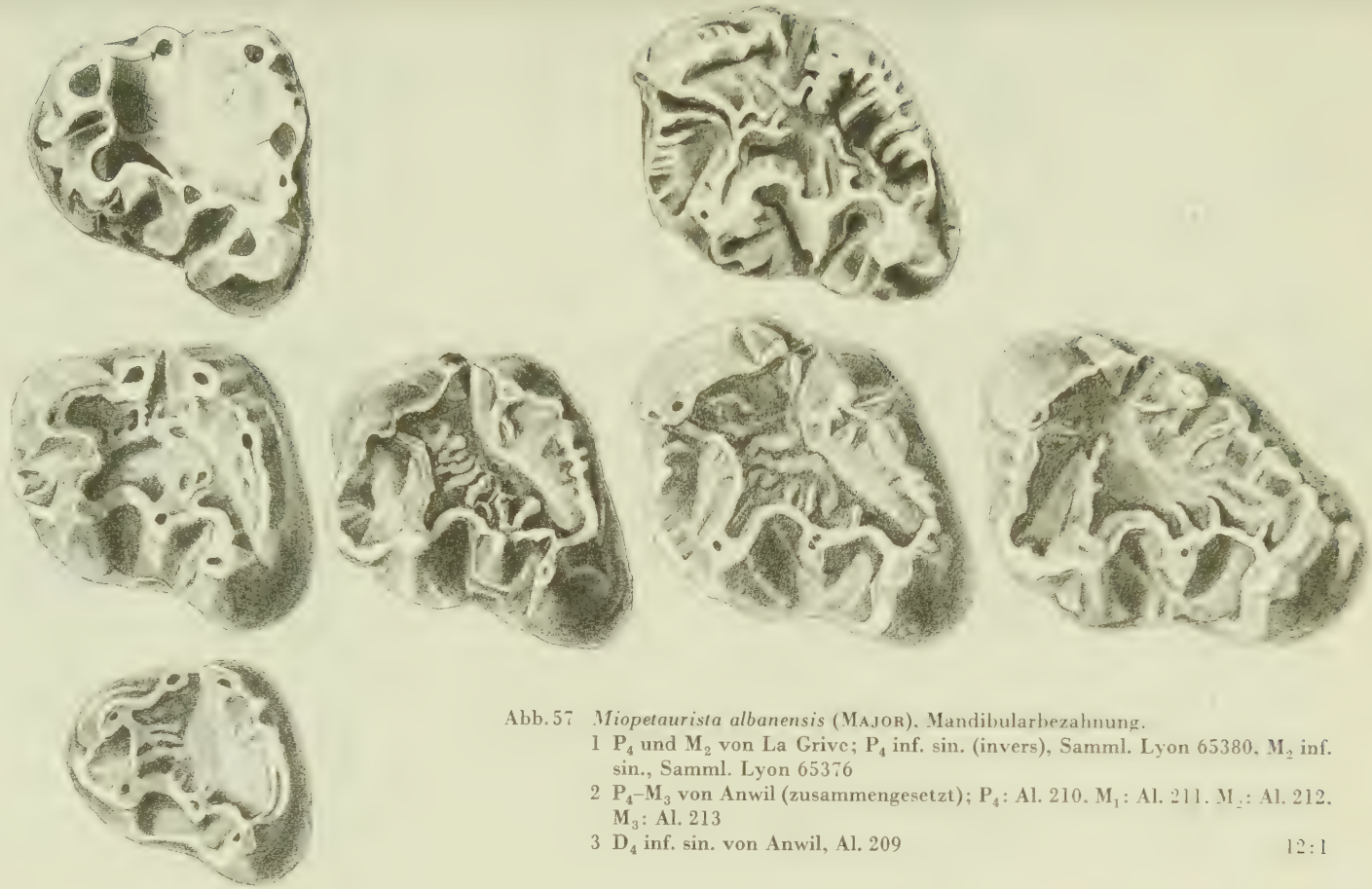


Abb. 57 *Miopetaurista albanensis* (Major). Mandibularbezahnung.
1 P_4 und M_2 von La Grive; P_4 inf. sin. (invers), Samml. Lyon 65380, M_2 inf. sin., Samml. Lyon 65376
2 P_4–M_3 von Anwil (zusammengesetzt); P_4: Al. 210, M_1: Al. 211, M_2: Al. 212, M_3: Al. 213
3 D_4 inf. sin. von Anwil, Al. 209 12:1

bildet. Der Paraconus zeigt einen deutlichen rückwärtigen Sporn, der mit dem etwas schwächeren vorderen Sporn des Metaconus Verbindung aufnimmt. Vom Metaloph zweigt unmittelbar vor dem Metaconus ein Grat ab, der schräg nach hinten lingual verläuft und manchmal ins hintere Cingulum mündet. Die beiden Cingula und die Schenkel der Trigonums sind die bevorzugten Stellen für die Bildung von Runzeln und Sekundärgrätchen. Am M_3 sup. zieht der hintere Trigonumschenkel nicht wie bei den zwei vorderen Molaren zum Metaconus, sondern biegt etwa in der Zahnmitte jäh nach hinten ab und vereinigt sich mit dem Schlusscingulum etwas lingual vom breiten Wulst, der dem Metaconus homolog zu sein scheint. Der hintere obere Prämolar ist vor allem an dem dritten Aussenhügel erkennbar, der auf einer Ausbuchtung nach vorn, an der Aussenseite des Zahnes sitzt. Zudem ist die Lingualseite verglichen mit jener der Molaren stark verkürzt. Eine Besonderheit des P_4 sind ferner die beiden kleinen Zwischenhöcker, die sich manchmal zwischen den drei Aussenhügeln erheben. In den übrigen Einzelheiten stimmt der P_4 gut mit den Molaren überein. Der D_4 sieht, analog den Verhältnissen in der unteren Bezahnung, abgesehen von der Grösse, dem P_4 sehr ähnlich (vgl. Abb. 58, 3). Auch an diesem Zahn ist der vordere, dritte Aussenhügel zu erkennen. Von den beim P_4 erwähnten Zwischenhöckern auf der Labialseite ist, wenn überhaupt, nur der hintere vorhanden. Die Länge der Lingualseite ist beim Milchzahn noch stärker verkürzt als beim Prämolaren. Wie alle Sciuriden besitzt *M. albanensis* auch noch einen rudimentären zweiten oberen Prämolaren (vgl. Abb. 58, 2). Von diesem Zahn, dessen Krone zur Hauptsache aus einer leicht abgerundeten Spitze und einem etwas lingual von dieser gelegenen Nebenhügel besteht, wurden in Anwil ein Dutzend Exemplare gefunden.

Eine Besonderheit der Zähne von *M. albanensis* und der andern Flughörnchen von Anwil (mit Ausnahme von *Blackia*) verdient vielleicht noch Aufmerksamkeit: Während die Zähne aller andern Kleinsäuger von Anwil fast durchwegs glänzend schwarz sind, zeigen die Sciuropterus-Zähne einen hellbraunen, matten Schmelz. Da auch die Zähne der Flughörnchen in der gleichen Schicht und folglich unter den gleichen äussern Bedingungen fossilisierten wie die Zähne der anderen Säuger von Anwil, muss wohl in ihrer Beschaffenheit ein Unterschied bestanden haben.

Differentialdiagnosen

Verglichen mit *M. albanensis* von La Grive, der Typusart, lässt die Anwiler Form einige deutliche Unterschiede erkennen (vgl. Abb. 57, 1 und Abb. 58, 1). Die augenfälligste Differenz bildet wohl das wesentlich stär-

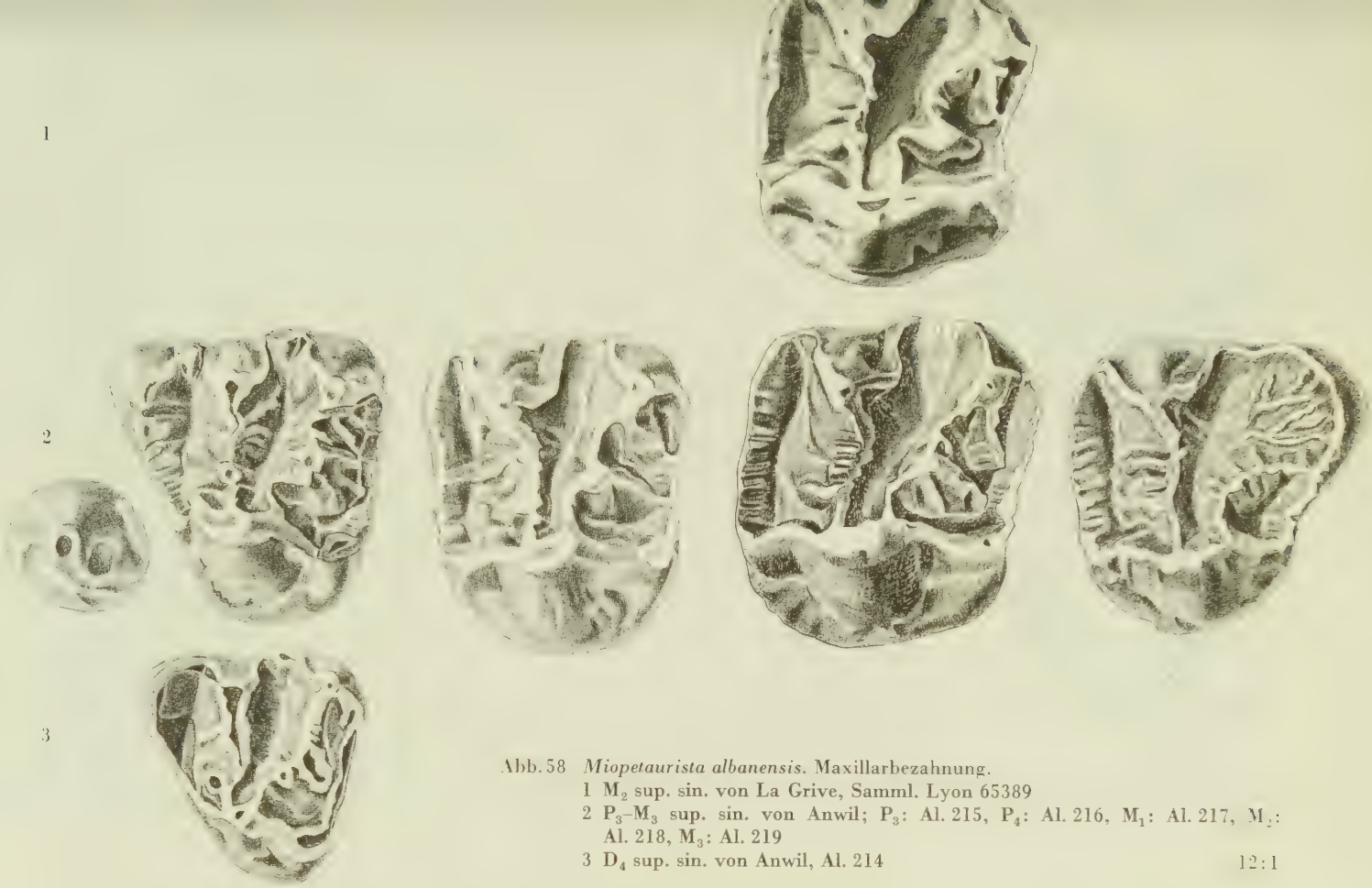


Abb. 58 *Miopetaurista albanensis*. Maxillarbezahnung.
1 M_2 sup. sin. von La Grive, Samml. Lyon 65389
2 P_3–M_3 sup. sin. von Anwil; P_3: Al. 215, P_4: Al. 216, M_1: Al. 217, M_2: Al. 218, M_3: Al. 219
3 D_4 sup. sin. von Anwil, Al. 214 12:1

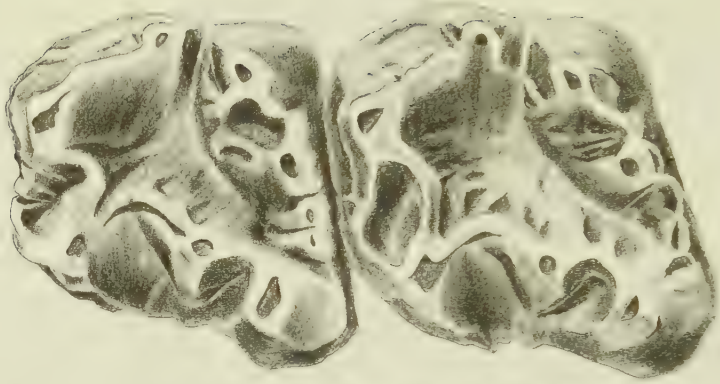


Abb. 59 *Miopetaurista grimmi* (Black) von Marktl (Bayern). M_1 und M_2 der Typusmandibel, Samml. München 1952, X 80 12:1

kere Metalophid der unteren Molaren von Anwil. Nach Mein ist das Metalophid bei den Zähnen von La Grive nur am M_1 inf. manchmal durchgehend (vom Proto- zum Metaconid), nie jedoch am M_2 und M_3. Bei den Anwiler Zähnen dagegen zeigen M_2 fast immer und M_3 meistens ein durchgehendes Metalophid. Das Vordercingulum der ersten beiden unteren Molaren ist bei der Form von Anwil im Gegensatz zu denjenigen von *Miopetaurista* aus La Grive oft sehr stark nach vorn ausgebuchtet, so dass zwischen Vordercingulum und Metalophid eine rundliche, oft sehr tiefe Grube gebildet wird. Nach Mein steht beim P_4 sup. von La Grive der Zwischenhügel (mésostyle) zwischen mittlerem und hinterem Aussenhügel (paracone und métacone) nie frei, sondern ist nur als Verdickung im rückwärtigen Sporn des mittleren Aussenhügels (paracone) zu erkennen. Bei den P_4 sup. von Anwil ist dieser Zwischenhügel zum Teil sehr kräftig ausgebildet und steht immer vollständig isoliert (vgl. Abb. 58, 2). Nach den Massen, die Major, Gaillard und Mein angeben (vgl. Diagramm 16), ist *Miopetaurista* von La Grive im Durchschnitt etwas kleiner als die Form von Anwil.

Was das stark ausgeprägte Metalophid der Anwiler Form betrifft, so zeigt sie darin Ähnlichkeit mit der 1950 von Villalta beschriebenen Unterart *M. albanensis quiricensis* von San Quirce de Galliners. Diese gegenüber der Form von La Grive etwas jüngere Unterart soll nach Mein eine Zwischenform zwischen *M. albanensis* von La Grive und *M. grimmi* darstellen. *Miopetaurista grimmi* von der (nach Dehm und Fahlbusch pontischen) Fundstelle Marktl zeigt neben anderen fortschrittlichen Merkmalen ebenfalls ein kräftiges Metalophid an den unteren Molaren (vgl. Abb. 59). Zusammen mit den etwas grösseren Dimensionen

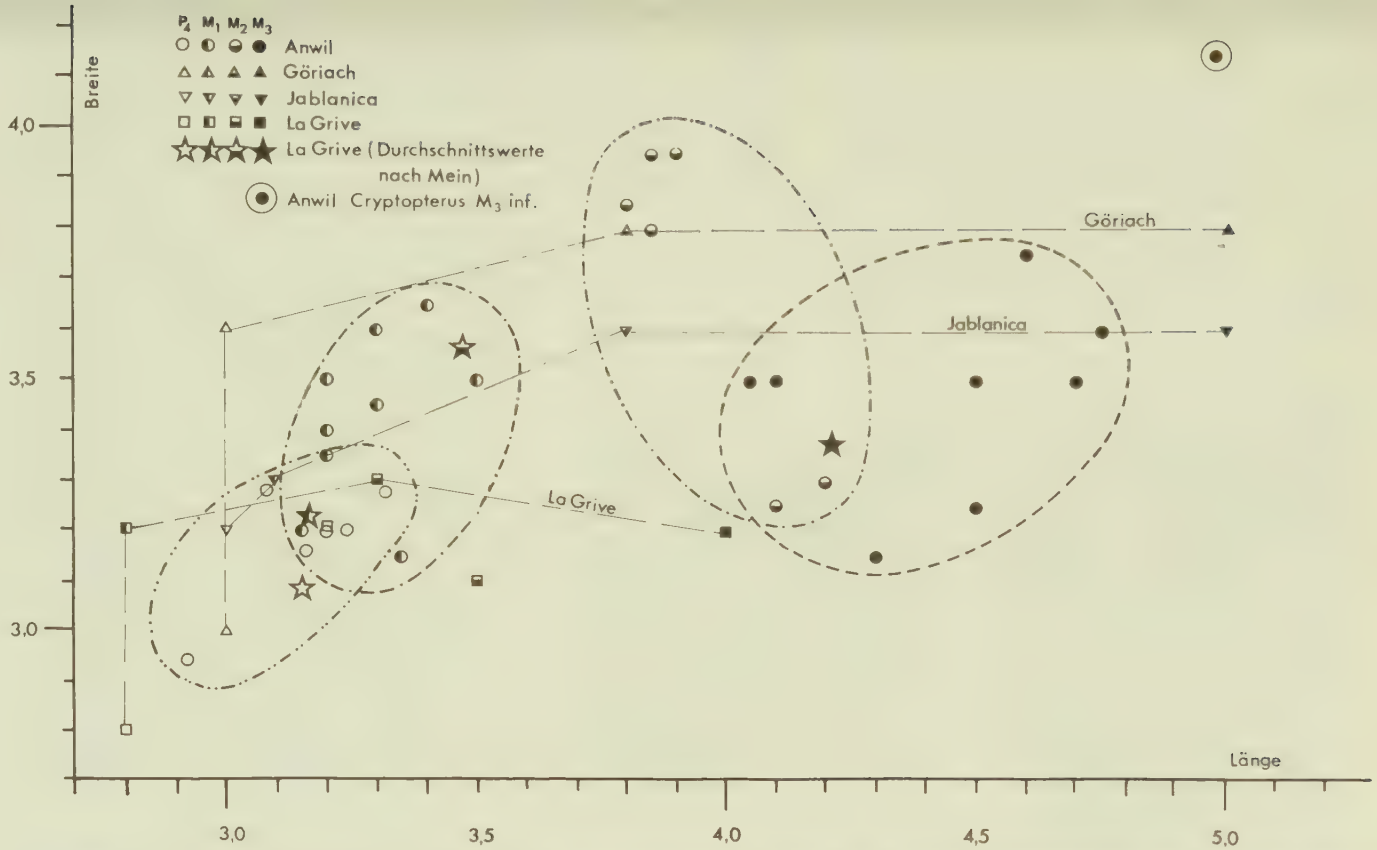


Diagramm 16 Die Unterkieferzähne (P_4–M_3) von *Miopetaurista albanensis* (Major) von Anwil im Grössenvergleich mit jenen von Formen anderer Fundstellen.

dürfte das deutlich ausgeprägte Metalophid der Anwiler Form vielleicht ein Indiz für einen, gegenüber La Grive etwas moderneren Entwicklungsstand darstellen.

Die Zähne von *M. albanensis* (= *S. gibberosus*), die von Göriach (Hofmann) und Jablanica (Kormos) beschrieben wurden, stimmen, soweit sich aus den Beschreibungen entnehmen lässt, recht gut mit den Anwiler Zähnen überein. Auch die Dimensionen der Zähne von diesen beiden östlichen Fundstellen liegen durchaus im Bereich der Variabilität derjenigen von Anwil, mit Ausnahme des M_3 inf., dessen Länge von beiden Fundstellen mit 5 mm angegeben wird: eine Länge, die kein Anwiler Stück erreicht (vgl. Diagramm 16).

Auch von Sansan ist neben *Blackia* ein Flughörnchen bekannt, das bisher immer unter dem Artnamen «*sansaniensis* Lartet» figurierte. Diese Art zeigt neben einigen anderen Unterschieden vor allem ein weniger kompliziertes Zahnmuster und deutlich kleinere Dimensionen als *M. albanensis*. P. Mein stellt diese Art auch in die Gattung *Miopetaurista*.

Miopetaurista albanensis ist ausser von La Grive, Anwil, Göriach und Jablanica auch von Oppeln in Polen und den deutschen Fundstellen Viehhausen, Aumeister und Häder bekannt.

GENUS CRYPTOPTERUS Mein 1970

CRYPTOPTERUS GAILLARDI Mein 1970

Material: 1 M_3 inf. sin. (Abb. 60, 1) $5,0 \times 4,14$ mm

Einen dritten unteren Molaren, der schon wegen seiner grösseren Dimensionen und einiger morphologischer Unterschiede von *M. albanensis* abweicht, konnte ich anlässlich meines Aufenthaltes in Lyon als *Cryptopterus gaillardi* bestimmen. Diese Art konnte lange Zeit nicht von *M. albanensis* unterschieden werden (deshalb auch der Name der Gattung), wohl infolge Mangels an genügend Material. Die oberen Molaren von *Cryptopterus* sind wesentlich einfacher gebaut als bei *Miopetaurista*. Das mir vorliegende, ziemlich abgekaute Exemplar eines M_1 oder M_2 sup. aus La Grive zeigt keine Spur von Schmelzrunzeln und Sekundärgräten; auch von einem Metaconulus ist nichts zu sehen. Betrachtet man allerdings die unteren Molaren (vgl. Abb. 60, 2) mit ihrer kaum weniger komplizierten Struktur als bei *Miopetaurista albanensis*, so scheint es merkwürdig, dass im Obergebiss nichts Analoges zu finden ist. Wahrscheinlich ist ein Teil der Struktur dieses Oberkieferzahnes der Abkauung zum Opfer gefallen.

Abb. 60 *Cryptopterus gaillardi* MEIN.
1 M_3 inf. sin. von Anwil, Al. 220
2 M_2 inf. sin. von La Grive, Samml. Lyon 65413 12:1

Das wohl auffälligste Merkmal des einzelnen M_3 inf. von *C. gaillardi*, abgesehen von der Grösse, ist das verdoppelte Vordercingulum auf der labialen Zahnhälfte (vgl. Abb. 60, 1). Vom Metaconid führt das Vordercingulum labialwärts gegen das Protoconid. Vor dem Protoconid spaltet es sich auf in einen Ast, der zum Protoconid geht und in einen, der weiter vorn, dem Zahnrand entlang, verläuft und an der Basis des Protoconids endigt. Vom Protoconid geht noch ein Grat direkt lingualwärts, der wohl dem Metalophid entsprechen dürfte, spaltet sich aber in der zentralen Senke in einige Schmelzrunzeln auf und endigt frei ungefähr in der Zahnmitte. Im Gegensatz dazu sind bei *M. albanensis* Proto- und Metaconid durch ein einfaches, ungegabeltes Vordercingulum und durch ein

Metalophid verbunden. Auf diese Weise entsteht bei *Miopetaurista*, im Unterschied zu *Cryptopterus*, eine allseitig umschlossene vordere Senke («anterior valley» nach JAMES). Ein weiterer Unterschied, in dem sich dieser M_3 inf. vom entsprechenden Zahn von *M. albanensis* unterscheidet, liegt im durchgehenden Lingualwall, dem auch die für *Miopetaurista* charakteristische Unterbrechung zwischen Mesostylid und Entoconid fehlt. Ausserdem hebt sich dieser Zahn von *Cryptopterus* auch durch seine Umrissform vom entsprechenden Zahn von *Miopetaurista* ab: Während er bei ersterem ungefähr die Form eines rechtwinkligen Dreiecks zeigt, gleicht er beim M_3 inf. von *Miopetaurista* eher einem Rhombus. Bei *Cryptopterus* liegen sich Proto- und Metaconid ziemlich genau gegenüber, und die Vorderseite des Zahns verläuft etwa senkrecht zur Labialseite. Bei *Miopetaurista* ist das Protoconid gegenüber dem Metaconid nach rückwärts verschoben, und die Vorderseite steht in einem Winkel von mehr als 90° zur Labialseite des Zahnes.

Unterschiede gegenüber *C. gaillardi* aus La Grive

Bei den unteren Molaren von La Grive (vgl. Abb. 60) steht das Mesostylid, wie in der Gattungsdiagnose für *Cryptopterus* enthalten, vollständig isoliert, und der linguale Wall ist vor und hinter dem Mesostylid durch tiefe Einschnitte unterbrochen. Beim einzelnen M_3 inf. von Anwil dagegen sind die Einschnitte weniger tief und von einer Unterbrechung des lingualen Walls kann keine Rede sein. Gemäss der Gattungsdiagnose fehlt bei *Cryptopterus* ein Hypoconulid an den unteren Molaren. Für die Zähne von La Grive trifft dies zu, der M_3 inf. von Anwil zeigt dagegen ein deutliches Hypoconulid. Da dieser Zahn in den übrigen Merkmalen und in den Dimensionen recht gut mit den Stücken aus La Grive übereinstimmt und infolge des sehr spärlichen Materials (auch von La Grive) die Wichtigkeit der einzelnen Unterschiede nicht richtig abgeschätzt werden kann, habe ich dieses Exemplar gleichwohl als *Cryptopterus gaillardi* bestimmt. Ausser in La Grive und Anwil wurde diese Art auch in Oppeln (Polen) gefunden.

FORSYTHIA GAUDRYI (GAILLARD 1899)

Synonym: *Sciuropterus gaudryi* GAILLARD 1899
Material: 13 Einzelzähne

Masse:

P_4 inf.	1,76 × 1,44 mm
M_1 inf.	1,88 × 2,28 mm
M_3 inf.	2,50 × 2,32 mm
P_4 sup.	1,72 × 2,02 mm
$M_1/_2$ sup. (Durchschnitt)	1,87 × 2,48 mm
M_3 sup.	2,04 × 2,34 mm

Die Zähne dieses kleinen Flughörnchens gehören in Anwil, genau wie auch in La Grive, zu den Seltenheiten. Sie zeigen die für die *Sciuroptera* charakteristische zerklüftete Kaufläche (vgl. Abb. 61), selbstverständlich um so stärker, je weniger der Zahn abgekaut ist. Besonders die Lingualseite der oberen Molaren zeigt zudem eine starke Schmelzfältelung, die an die Rindenstruktur einer Eiche erinnert. Wie bei keiner anderen Sciuridenart von Anwil sind die Proportionen der unteren Molaren (vgl. Abb. 61, 3): M_1 und M_2 sind nahezu trapezförmig und wesentlich breiter als lang; der M_3 ist sehr lang und an seiner Hinterseite ausserordentlich stark verschmälert. Im Gegensatz zu anderen Sciuriden ist an den unteren Molaren von *F.gaudryi* auch das Entoconid gut ausgebildet. Das Mesoconid ist ebenfalls sehr stark entwickelt. Die beiden Trigonumkanten der oberen Molaren (vgl. Abb. 61, 1) zeigen je eine Verdickung, welche nach STEHLIN (STEHLIN & SCHAUB 1951) den Zwischenhügeln entsprechen dürften. An der hinteren Trigonumkante ist dieser Zwischenhügel (Metaconulus) stärker entwickelt als an der vorderen.

Vergleich mit *F.gaudryi* von La Grive (vgl. Abb. 61, 2 und 4)

Im allgemeinen stimmen die Formen von La Grive und Anwil sehr gut überein, auch was die Grösse betrifft (vgl. Tabelle 3). In einigen Details zeigen sich jedoch Differenzen, deren Bedeutung für die Systematik wegen des zu geringen Materials von beiden Fundstellen noch nicht gut abzuschätzen ist: Während beispielsweise der M_1 oder M_2 sup., der mir von La Grive vorliegt (Sammlung Lyon 65 433, vgl. Abb. 61, 2), an der hinteren Trigonumkante nur eine einzige starke Verdickung zeigt, sind bei fast allen entsprechenden Zähnen von Anwil zwei schwächere Verdickungen zu beobachten.

Ausser von Anwil und La Grive ist von Giggenhausen (Bayern) eine Form bekannt, die C.C.BLACK 1966 als *Sciuropterus cf. gaudryi* beschrieben hat, und die in den Einzelheiten der Zahnstruktur sowie auch in der Grösse recht gut mit den beiden andern Formen übereinstimmt.

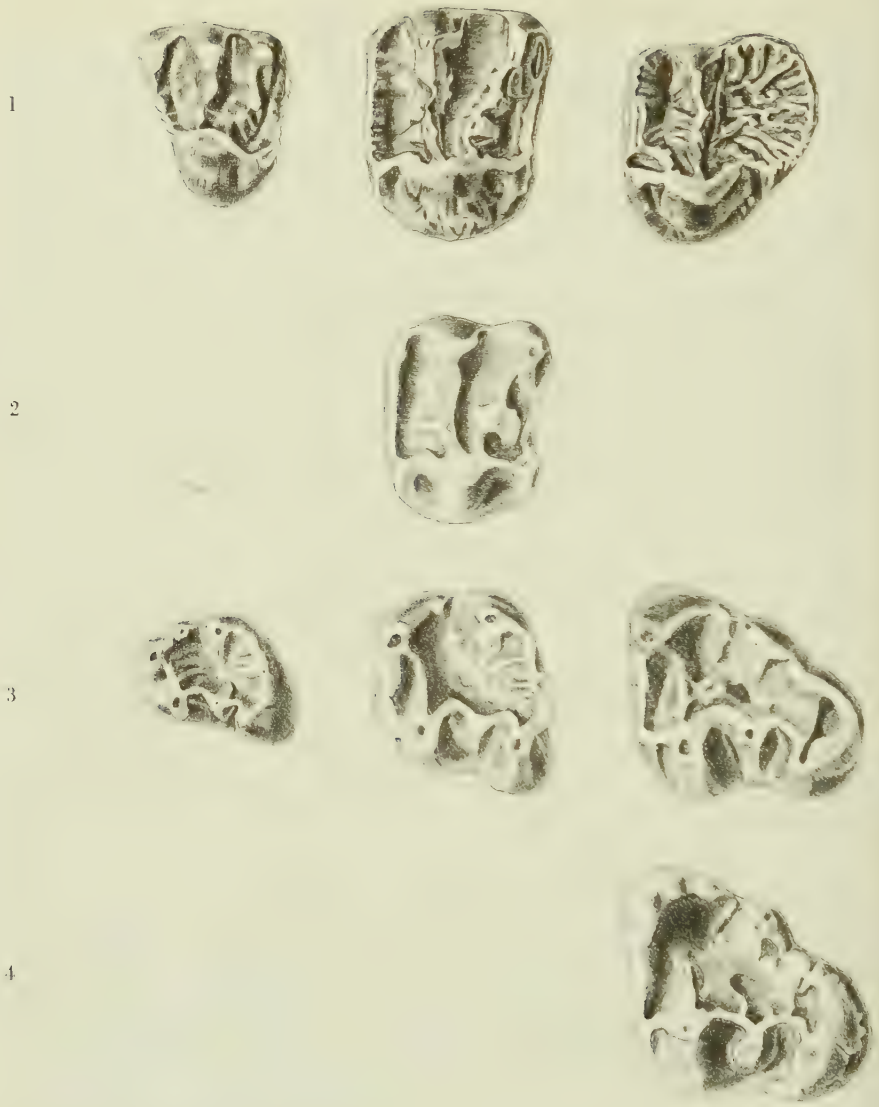


Abb. 61 *Forsythia gaudryi* (GAILLARD).
1 Maxillarbezahnung von Anwil: D_4 sin. (invers): Al. 224, M_1/M_2 sin.: Al. 225, M_3 sin.: Al. 226
2 von La Grive: M_1/M_2 sup. sin. (invers), Samml. Lyon 65433
3 Mandibularbezahnung von Anwil: D_4 sin.: Al. 221, M_1 sin. (invers): Al. 222, M_3 sin.: Al. 223
4 von La Grive: M_3 inf. sin., Samml. Lyon 65432
12:1

Mein führt ein Detail an, in dem sich *Forsythia* von Giggenhausen von der Form aus La Grive unterscheidet, das sie jedoch mit *Forsythia* aus Anwil (nach einem einzigen Zahn zu schliessen) gemeinsam hat: eine deutliche Rückbildung des Metalophs am M_3 sup.

Tabelle 3

Grössenvergleich der Formen von Anwil, La Grive (Masse nach Mein) und Giggenhausen (nach Black)

	Anwil	La Grive	Giggenhausen
P_4 sup.	1,72×2,02	–	1,9×2,1
Minimum	1,76×2,28	1.8 ×2.4	–
$M_1/_2$ sup. Durchschnitt	1.87×2,48	1.89×2,39	1.9×2,5
Maximum	2.06×2.58	2.0 ×2.50	–
M_3 sup.	2.04×2.34	2,0 ×2,1	2,1×2,3

GENUS BLACKIA Mein 1970

BLACKIA MIOCAENICA Mein 1970

Sciurus ? minutus Lartet 1851
Sciurid incertae sedis C.C. Black 1966

Material: 38 Einzelzähne Masse: vgl. Diagramme 17 und 18

Diagnose: Vgl. Mein 1970

Dieser ausserordentlich kleine Sciuropter mit seiner eigenartigen Schmelzstruktur ist von Anwil, im Gegensatz zu andern Fundstellen, relativ gut belegt. Wenn auch nur 38 isolierte Zähne von diesem Flughörnchen gefunden wurden, so konnten doch die obere und die untere Zahnreihe inklusive der Milchzähne vollständig zusammengestellt werden (vgl. Abb. 62, 1 und 3).

Besonders auffällig an diesen Zähnen ist die sehr komplizierte Schmelzrunzelung, welche bei den unteren Zähnen in frischem Zustand die ganze zentrale Depression überzieht. Das Metaconid der unteren Molaren ist bei weitem der höchste Hügel. Proto- und Hypoconid sind wesentlich schwächer ausgebildet; das Entoconid ist oftmals nicht zu erkennen oder nur als schwache Verdickung im Posterolophid. Manchmal ist an den M inf. parallel zum Vordercingulum ein Metalophid zu sehen (Nomenklatur nach C.C. Black 1963), das Proto- und Metaconid ver-

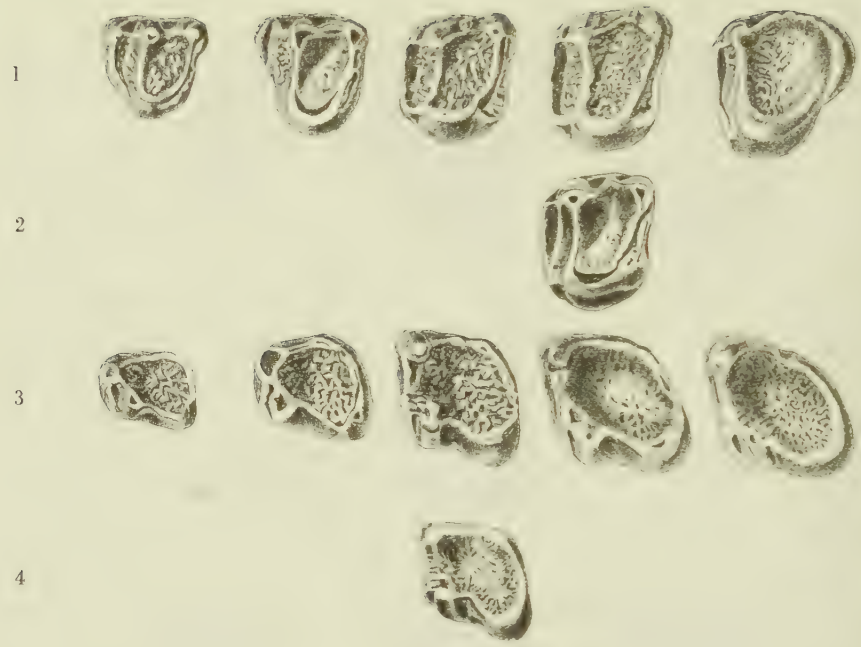


Abb. 62 *Blackia miocaenica* Mein.
1 D_4, P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt) von Anwil, D_4: Al. 232 (invers), P_4: Al. 233, M_1 ?: Al 235, M_2 ?: Al. 234, M_3: Al. 236
2 M_1/M_2 sup. sin. von La Grive, Samml. Lyon 65467
3 D_4, P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt) von Anwil, D_4: Al. 227 (invers), P_4: Al. 228, M_1: Al. 229 (invers), M_2: Al. 230 (invers), M_3: Al. 231 (invers)
4 M_1 inf. sin. von La Grive, Samml. Lyon 65474 12:1

bindet. Oftmals jedoch erreicht es vom Protoconid ausgehend nicht einmal die Zahnmitte und endigt frei. Ein Mesoconid ist nie ausgebildet; ein Mesostylid ist in einigen Fällen ganz schwach angedeutet (vgl. Abb. 62, 3, Al. 235).

Der untere Prämolar ist vorn etwas verschmälert und besitzt zwei kräftige Vorderhügel[1]; die hinteren Hügel treten hinter diesen stark zurück.

Erheblich schmäler als der Prämolar ist der untere Milchzahn, der vorne einen kräftigen Innenhügel besitzt und, etwas nach hinten verlagert, einen ebenfalls gut ausgebildeten vorderen Aussenhügel. Die

[1] Bei der Beschreibung der Prämolaren und Milchzähne ziehe ich es vor, rein topographische Begriffe wie «vorderer Aussenhügel» usw. zu gebrauchen, da die Homologie mit den Hügeln der Molaren nicht sicher ist.

zentrale Senke, die gleichfalls die für *Blackia* charakteristische Schmelzrunzelung aufweist, ist von einem gleichförmigen Wall umgeben, der nur hinten an der Aussenseite noch eine kleine Erhebung bildet. Die beiden Vorderhügel sind durch einen schmalen Grat miteinander verbunden. Ausserdem zieht sich weiter vorn vom vorderen Innenhügel ein zweiter Grat labialwärts, erreicht aber den Aussenhügel nicht.

Die oberen Zähne zeigen die gleiche Schmelzrunzelung, allerdings nicht nur in der zentralen Depression, sondern auch in den beiden Seitenfeldern, zwischen den Trigonum-Schenkeln und den Cingula. Die beiden Trigonum-Schenkel verlaufen schräg nach hinten, der Metaloph etwas stärker schräg als der Protoloph.

Der obere Prämolar[1] zeigt labial an der Vorderseite manchmal eine deutliche Ausbuchtung nach vorn; diese Ausbuchtung kann jedoch auch fehlen.

Der obere Milchzahn (vgl. Abb. 62, 1) ist schmächtiger als der Prämolar und von ungefähr dreieckigem Umriss. Auf der sehr langen Labialseite sitzen drei etwa gleich hohe Hügel; dem mittleren gegenüber erhebt sich ein kräftiger Innenhügel; von ihm zieht ein Grat zu dem mittleren und einer zu dem hinteren Aussenhügel. Vom vorderen Aussenhügel verläuft ebenfalls ein Grat lingualwärts, erreicht aber den Innenhügel nicht. An der hinteren Seite des Milchzahnes zieht sich eine schwache Kante von der Basis des Innenhügels ausgehend nach labial und endigt unter dem hinteren Aussenhügel in einem kleinen Knötchen. Der vordere und der mittlere Aussenhügel sind durch einen Längsgrat miteinander verbunden.

Kretzoi hat 1959 aus dem Pliozän von Csarnóta unter dem Namen *Pliopetes hungaricus*[2] eine etwas grössere Form beschrieben, die sehr grosse Ähnlichkeit mit *Blackia* aufweist, auch was die Schmelzstruktur betrifft. Vor allem ein Merkmal, das mir besonders wichtig erscheint, unterscheidet jedoch die beiden Formen: *Pliopetes* besitzt untere Molaren mit einem deutlichen Mesoconid. Das Vorhandensein eines Mesoconids an den unteren Molaren von letzterer Form macht es meiner Meinung nach unmöglich, *Pliopetes* von *Blackia* abzuleiten. Denn es ist sehr unwahrscheinlich, dass sich dieses Element im Zeitraum zwischen Obermiozän (Anwil) und Pliozän (Csarnóta) ausgebildet haben soll. Zeigen doch auch oligozäne Sciuriden-Zähne oftmals ein deutliches Mesoconid, wohl ein

[1] Bei dem Zahn, den Mein (1970) als oberen P von *Blackia* abbildet, handelt es sich in Wirklichkeit um den oberen Milchzahn.

[2] Sulimski beschreibt die gleiche Art auch von Węże.

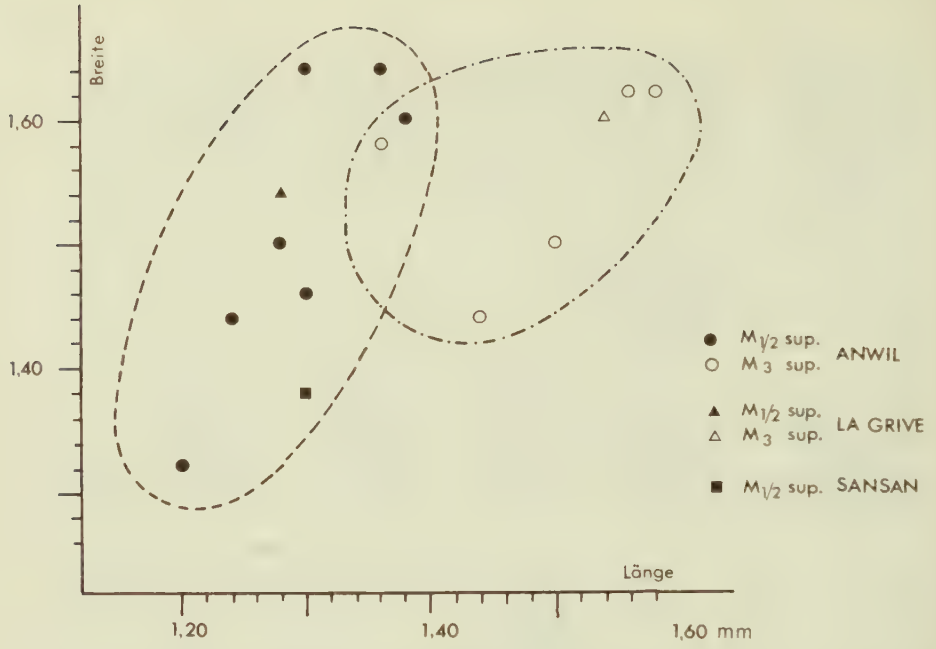


Diagramm 17 Vergleich der oberen Molaren von *Blackia miocaenica* MEIN aus Anwil mit jenen aus Sansan und La Grive.

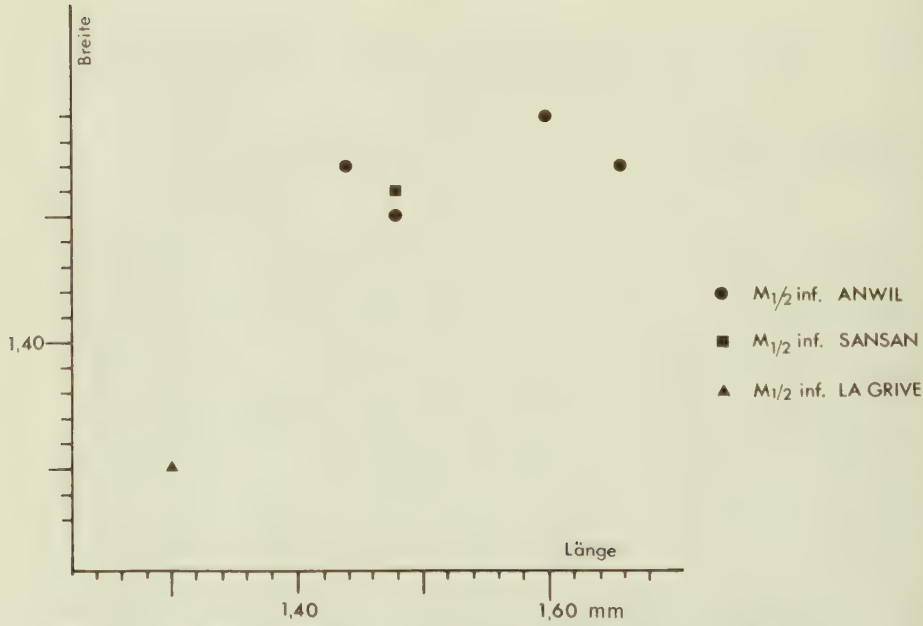


Diagramm 18 Vergleich der ersten beiden unteren Molaren von *Blackia miocaenica* MEIN aus Anwil mit jenen aus Sansan und La Grive.

Indiz dafür, dass es sich beim Mesoconid um ein altertümliches Zahnelement handelt. Deswegen scheinen mir *Blackia* und *Pliopetes* zwei verschiedenen Entwicklungslinien anzugehören, die in den Zähnen einen hohen Grad von Ähnlichkeit erreicht haben.

Unter den rezenten Sciuromorphen gibt es auch zwei Gattungen, die eine *Pliopetes* und *Blackia* sehr ähnliche Schmelzstruktur aufweisen: *Hylopetes* und *Petinomys*. Von diesen beiden kommt wohl keine als Nachfahre von *Blackia* in Betracht, da sie ebenfalls untere Molaren mit einem ausgeprägten Mesoconid besitzen. Ausserdem zeigen die oberen Molaren von *Hylopetes* (*H. sagitta* und *H. alboniger*) einen zusätzlichen Grat (accessory loph) zwischen Proto- und Metaloph, der *Blackia* fehlt.

Blackia miocaenica ist noch an verschiedenen anderen Fundstellen des Miozäns gefunden worden, ist jedoch immer sehr selten. Von Sansan sind meines Wissens nur zwei Zähne bekannt[1]. Diese stimmen sowohl in der Grösse wie in der Morphologie sehr gut mit den in Anwil gefundenen überein (vgl. Diagramme 17 und 18). Auch von La Grive, der Typlokalität für diese Art, hatte ich Gelegenheit, einige Zähne zu vergleichen (vgl. Abb. 62, 2 und 4). Ein unterer Molar (Sammlung Lyon 65 174) von dieser Fundstelle fiel wegen seiner Kleinheit etwas aus dem Rahmen. Die oberen Molaren jedoch gruppierten sich schön innerhalb der Variationsbreite der Zähne von Anwil (vgl. Diagramme 17 und 18).

Unter der Bezeichnung «*Sciurid incertae sedis*» hat C. C. Black 1966 einige Zähne von Giggenhausen beschrieben, die meiner Meinung nach ebenfalls zu *Blackia* zu rechnen sind. Bei den in Blacks Arbeit angegebenen Stücken handelt es sich um stark abgekaute Exemplare, welche die Schmelzrunzelung nur schwach erkennen lassen. (Auf Abbildung E, Tafel 5, in Blacks Publikation ist nichts von einer Schmelzrunzelung zu beobachten: diese ist jedoch auf dem Originalstück noch zu erkennen.) Ein M_3 inf. (1952 XIV. 129) von Giggenhausen aus der Münchner Sammlung, den Black nicht erwähnt, ist in sehr frischem Zustand und zeigt ganz deutlich die charakteristische Schmelzstruktur. Dieser Zahn sowie auch die stark usierten Stücke zeigen eine sehr grosse Übereinstimmung mit den Exemplaren von La Grive, Sansan und Anwil, nicht zuletzt auch in der Grösse. Bei dem von Black (S. 54) für einen Prämolaren gehaltenen Zahn (1952 XIV. 292) handelt es sich meiner Meinung nach um einen oberen Milchzahn.

Ausser den genannten Fundstellen ist *Blackia* auch von Wölfersheim bekannt.

[1] Mme S. Baudelot, Toulouse, hat mir diese beiden Zähne freundlicherweise zu Vergleichszwecken zugesandt.

SCIUROPTERUS SPEC.

Material: 1 $M_1/_2$ sup. dext. Al. 453, 1,56×1,86 mm (Abb. 63).

Ein einzelner oberer Molar von Anwil fällt völlig aus der Reihe und lässt sich bei keiner der andern Sciuridenarten einordnen. Grössenmässig steht dieser Zahn zwischen *Blackia* und *Sciurus bredai:* Er ist wesentlich grösser als die M sup. von *Blackia* und um einiges kleiner als das kleinste Exemplar von *Sciurus bredai.* Der Paraconus dieses Zahns ist höher als der Metaconus. Im Protoloph findet sich ein Knötchen, das als Proto-

Abb. 63 *Sciuropterus* spec. von Anwil, M_1/M_2 sup. sin. (invers). Al. 453 12:1

conulus interpretiert werden kann. Eine weitere Verdickung zeigt sich im Metaloph, unmittelbar lingual vom Metaconus, die mit dem hinteren Cingulum in Verbindung tritt. Im Schlusscingulum, an der Stelle, wo dieses den Zahnrand verlässt, um zum Protoconus zu gehen, befindet sich ein deutlicher Pseudypoconus (nach Stehlin & Schaub). Die Senke zwischen den beiden Trigonum-Schenkeln ist von Schmelzrunzeln bedeckt. Im Gegensatz zu den meisten Flughörnchen, bei denen der Protoconus deutlich vom lingualen Abhang der Krone abgesetzt ist, geht bei diesem seltsamen Zahn die Lingualseite des Protoconus allmählich in den lingualen Abhang der Zahnkrone über.

Dieser einzelne, leider nicht sehr gut erhaltene, Zahn erlaubt natürlich keine grossen Schlüsse über seine systematische Einordnung. Jedenfalls ist mir keine fossile Sciuridenart bekannt, deren obere Molaren auch nur ungefähr diesem Einzelzahn entsprächen. Schon allein wegen seiner geringen Dimensionen fallen die meisten bekannten *Sciuropterus*-Arten für eine Zuordnung ausser Betracht. Wesentlich ist dieser Zahn vor allem als Dokument dafür, dass noch eine weitere, sehr seltene Flughörnchenart in Anwil gelebt hat.

FAMILIE CASTORIDAE Gray 1821

STENEOFIBER[1] MINUTUS (H. von Meyer 1844)

Synonyme: *Chalicomys minutus* H. von Meyer
Monosaulax minutus in Crusafont 1964
Material: Max. dex. $P_4 + M_2$–M_3
Mand. dex. M_1–M_3
33 Einzelzähne
16 Fragmente

Die schönsten Stücke dieser einzigen Anwiler Biberart sind bereits 1906 und 1911 gefunden und von Stehlin als *St. minutus* bestimmt worden.

Wie bei allen hypsodonten Nagern ändert sich auch bei *St. minutus* das Bild der Kaufläche mit zunehmender Abkauung ganz gewaltig. Deshalb ist es unerlässlich für einen Vergleich, Stücke mit gleichem Abkauungsgrad auszuwählen. So wird beispielsweise die Innenbucht der unteren und die Aussenbucht der oberen Backenzähne schon bei relativ geringer Abkauung gegen innen bzw. aussen abgeschlossen, d. h. sie wird zur isolierten Schmelzinsel (vgl. Abb. 64). An dem auf Abbildung 64, 1 abgebildeten Oberkieferfragment (P_4, M_2 und M_3 gehören zusammen, der M_1 ist eingefügt) zeigt der Prämolar noch eine nach aussen offene Aussenbucht, während sie bei den Molaren bereits zur Schmelzinsel geworden ist. Bei der Aussenbucht der unteren und der Innenbucht der oberen Backenzähne dauert es viel länger, bis sie zur Schmelzinsel werden, da sie wesentlich stärker in die Tiefe gehen als die jeweils gegenüberliegende Bucht.

In Anwil ist auch ein unterer Milchzahn von *St. minutus* gefunden worden (vgl. Abb. 64, 3). Dieser Zahn zeigt den gleichen Habitus wie ein unterer Prämolar, ist jedoch wesentlich kleiner und niedriger.

Besonders auffällig an dieser Biberart ist der im Verhältnis zu den Molaren überdimensionierte Prämolar. Dieses Merkmal lässt sich auch an der Typusmandibel aus der Braunkohle von Elgg (vgl. Schlosser 1884, Tafel VI, Fig. 15) beobachten, mit der die Anwiler Stücke sehr gut übereinstimmen. Den gleichen überproportionierten Prämolaren, sowohl im Unter- wie im Oberkiefer, zeigen auch die von Stromer abgebildeten (1928, Tafel II, Fig. 14–17) Stücke aus dem Flinz.

[1] In letzter Zeit hatte es sich eingebürgert, diesen kleinen Biber dem Genus «*Monosaulax*» zuzuordnen. Wie mir jedoch T. M. Stout, der grosse Kenner der Castoriden, mitteilte, hat diese Art nichts mit *Monosaulax* zu tun, weshalb ich den alten Namen *Steneofiber* verwende.

Abb. 64 *Steneofiber minutus* (H. von Meyer) von Anwil.
1 Max. sin. (invers), P_4–M_3 (M_1 hinzugefügt), Al. 14. M_1: Al. 237
2 Mand. sin. P_4–M_3 (P_4 hinzugefügt), Al. 15. P_4: Al. 238
3 D_4 inf. sin., Al. 239 6:1

Bei der grösseren Biberart von Sansan, *St. sansaniensis* Lartet[1], dagegen übertrifft der Prämolar die Molaren in der Grösse nur geringfügig. Dieses Merkmal stellt, finde ich, den deutlichsten Unterschied zwischen *St. minutus* und *St. sansaniensis* dar, die sich sonst, strukturell wie grössenmässig, sehr nahe stehen.

[1] Ginsburg vertritt 1963 die Auffassung, in Sansan komme bloss eine Biberart, *St. sansaniensis*, vor. In der Basler Sammlung sind jedoch von Sansan zwei, schon allein grössenmässig deutlich verschiedene Biberformen belegt. Die grössere und offenbar häufigere Art ist bestimmt mit *St. sansaniensis* zu identifizieren. Die kleinere entspricht ziemlich sicher Filhols *St. minimus*, die dieser Autor 1890 zusammen mit einem Zahn von *St. sansaniensis* abgebildet hat.

Steneofiber minutus ist an Fundstellen des Obermiozäns keine Seltenheit. Merkwürdig ist jedoch, dass von *St. jaegeri*, einer grössern Art, die fast überall zusammen mit *St. minutus* auftritt, bis jetzt in Anwil kein einziger Rest gefunden worden ist. Offenbar sind für das Fehlen von *St. jaegeri* in Anwil ökologische Faktoren, die wir nicht kennen, verantwortlich.

FAMILIE EOMYIDAE Depéret & Douxami 1902

Im Gegensatz zu anderen ergiebigen Fundstellen (etwa La Grive, Sansan, Vieux Collonges, Can Llobateres), wo die Eomyiden zu den ausgesprochenen Seltenheiten gehören, sind sie in Anwil, wo die Familie mit drei Arten vertreten ist, relativ häufig. Zwei dieser Arten werden in dieser Arbeit neu beschrieben. Insgesamt wurden 135 Eomyiden-Zähne gefunden.

Da die Familie der *Eomyidae* heute vollständig ausgestorben ist, fällt es schwer, sich ein Bild der ökologischen Verhältnisse zu machen, in welchen diese Nager gelebt haben. Dafür, dass sie grösstenteils Waldbewohner waren, sprechen einige Indizien:

- die grosse Seltenheit der *Eomyidae* in Karstspalten, wie sie La Grive und Vieux Collonges darstellen;
  ihre Seltenheit an Fundstellen mit Faunen, die eher Steppencharakter zeigen, wie Can Llobateres und Sansan;
- die ausserordentliche Häufigkeit von *Keramidomys carpathicus* in Neudorf (häufigstes Säugetier!), wo ehemals ein Trockenwald gestanden haben soll.

Einschränkend ist allerdings zu sagen, dass die Häufigkeit bzw. Seltenheit einer Form an einer Fundstelle nur ein bedingt gültiges Bild von der Häufigkeit zu Lebzeiten der Tiere gibt, da mit selektiv wirkenden Faktoren, etwa Gewölle produzierenden Raubvögeln, gerechnet werden muss.

In Anwil wurden Eomyiden-Zähne von bunodontem *(Leptodontomys)* und lophodontem Bau *(Keramidomys)* gefunden. Interessant ist das Häufigkeitsverhältnis dieser beiden Bautypen an den einzelnen Fundstellen: In Anwil überwiegen die bunodonten Zähne mit 81 gegenüber 54 vom lophodonten Typ. In Neudorf dagegen wurden neben Hunderten von lophodonten nur zwei bunodonte gefunden. In Vieux Collonges sind die lophodonten Zähne ebenfalls in der Überzahl. Von Sansan kennt man

lediglich eine lophodonte, von La Grive bloss eine bunodonte Form. In Can Llobateres schliesslich scheinen die beiden Zahntypen etwa gleich häufig zu sein. Aus diesem Häufigkeitsverhältnis an den verschiedenen Fundstellen weitreichende Schlüsse auf die Evolution der *Eomyidae* zu ziehen, wäre voreilig, da wahrscheinlich auch ökologische Faktoren, die wir nicht genau kennen, im Spiele sind. Immerhin scheinen im unteren Miozän die lophodonten Formen zu überwiegen, während sich im Obermiozän eine Zunahme der bunodonten Formen abzeichnet. Schliesslich halte ich eine interessante Besonderheit der Eomyiden für bemerkenswert, nämlich, dass sie eine gewisse Grösse nie überschritten haben, d. h. nicht wie beispielsweise die Cricetiden oder Gliriden Riesenformen hervorgebracht haben.

KERAMIDOMYS MOHLERI NOV. SP.

Material: 52 Einzelzähne

DIAGNOSE: Relativ grosse Art von *Keramidomys*, mit stark lophodonten Zähnen, Haupthügel weniger deutlich ausgebildet als bei älteren Arten, P_4 sup. reduziert, ohne Anteroloph. 1. Aussensynklinale der M sup. wenig reduziert. Mesoloph und Mesolophid immer lang. Untere Molaren mit stark reduziertem, oft vollständig unterbrochenem Längsgrat. M_1 und M_2 inf. mit 4 Wurzeln. M_3 inf. wenig reduziert. 3. Synklinale der oberen Molaren auf der Labialseite und der unteren auf der Lingualseite klar offen, ohne Tendenz zur Ektoloph- bzw. Endolophid-Bildung.

HOLOTYPUS: M_1 inf. dext. Al. 241 (Abb. 65, 2), 0,90 · 0,88 mm.

Beschreibung des Holotypus

Rechteckiger unterer Molar mit abgerundeten Ecken, der 5 Antiklinalen besitzt. Die 3. Innensynklinale steht in Berührung mit der Aussensynklinale, der Längsgrat ist unterbrochen. Die Aussensynklinale ist stark nach hinten gerichtet. Die nicht reduzierte 1. Synklinale zieht am weitesten labialwärts, die 2. etwas weniger, die 3. Synklinale ist die kürzeste und geht nur knapp über die Zahnmitte. Das Mesolophid ist sehr lang und auf der Lingualseite mit dem Metaconid verschmolzen. Das Anterolophid ist auf der Lingualseite mit dem Metaconid, auf der Labialseite mit dem Protoconid verbunden. Posterolophid und Entoconid sind auf der Lingualseite durch die 4. Innensynklinale getrennt. Das Hypoconid ist stark in die Länge gezogen und parallel zur Aussensynklinale nach hinten gerichtet.

Abb. 65 *Keramidomys mohleri* nov. spec. von Anwil.

1 P_4–M_2 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 244, M_1: Al. 245, M_2: Al. 246
2 P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 240, M_1 (invers) Holotypus: Al. 241, M_2: Al. 242, M_3 (invers), Al. 243 30:1

DERIVATIO NOMINIS: Zu Ehren von Herrn Dr. W. A. Mohler und Willy Mohler jun., Gelterkinden, die sich um die Erforschung der Lokalität Anwil besonders verdient gemacht haben.

Beschreibung der Paratypen (vgl. Abb. 65)

Der untere Prämolar ist etwas kleiner als der M_1, vorn etwas verschmälert und zeigt ebenfalls 5 Antiklinalen. Der Längsgrat liegt weiter labial als bei den Molaren und ist fast immer unterbrochen. Die 3. Antiklinale ist stets ganz lang und endigt meist frei auf der Lingualseite. Die 1. Synklinale ist stark verkürzt, oft nahezu rund. Die 2. Antiklinale biegt sich meist nach vorn und mündet in die 1. Antiklinale.

Am M_1 inf. (vgl. Beschreibung des Holotypus) ist der Längsgrat im Durchschnitt etwas stärker ausgebildet als bei M_2 und M_3. (Nach der Theorie von Stehlin & Schaub, wonach der M_1 im allgemeinen altertümlicher ist als M_2 und M_3, wäre also die Reduktion des Längsgrates als fortschrittliches Merkmal zu deuten.)

Am M_2 inf. ist die Vorderseite etwas breiter als beim M_1 und die vordern Ecken sind weniger abgerundet. Zudem ist die erste Synklinale meist etwas kürzer als am M_1.

Der M_3 inf. ist gegenüber dem M_2 ganz wenig reduziert, hinten etwas stärker gerundet und besitzt nur 3 Wurzeln. Die 1. Synklinale ist noch stärker reduziert als am M_2.

Der obere Prämolar ist gegenüber dem M_1 etwas reduziert und besitzt kein Anteroloph. Er zeigt also nur 4 Antiklinalen. An einigen Exemplaren ist ein Längsgrat ausgebildet, der die 1. und 2. Antiklinale miteinander verbindet. Bei anderen Stücken ist dieser Längsgrat unterbrochen, dafür sind 1. und 2. Antiklinale auf der Labialseite miteinander verbunden. Beide Modi der Verbindung kommen auch nebeneinander vor.

Am 1. oberen Molaren ist die 1. Aussensynklinale im Vergleich zu anderen *Keramidomys*-Arten sehr kräftig ausgebildet. Sie ist ungefähr gleich breit wie die 3., jedoch etwas kürzer. Die 2. Aussensynklinale steht mit der Innensynklinale in Verbindung. Der Längsgrat ist also unterbrochen. Man kann ihn jedoch an einigen Stücken als Verengung der 2. Synklinale noch erkennen, und in ganz seltenen Fällen ist er nicht unterbrochen. Der Mesoloph ist immer ganz lang. Die Innensynklinale weist nach vorn. Die 4. und die 5. Antiklinale sind oft auf der Labialseite miteinander verschmolzen. Zeigt sich bei andern Arten der Gattung die Tendenz zur Ausbildung eines Ektolophs, so ist davon an *K. mohleri* nichts zu beobachten: die 2. und besonders die 3. Synklinale bleiben auf der Labialseite meist offen. Der Protoconus ist analog dem Hypoconid der unteren Molaren stark in die Länge gezogen und verläuft parallel der Innensynklinale schräg nach vorn.

Der M_2 sup. unterscheidet sich vom M_1 durch seine geringere Länge bei etwa gleicher Breite (vgl. Diagramm 20). Die 1. Aussensynklinale ist an diesem Zahn im Durchschnitt etwas stärker verkürzt als am M_1.

Der M_3 sup. von *K. mohleri* konnte bis heute noch nicht gefunden werden. Da der M_3 inf. dieser Art nur wenig reduziert ist, scheint es nicht unwahrscheinlich, dass auch der 3. obere Molar einen geringeren Grad von Reduktion aufweist als bei anderen *Keramidomys*-Arten.

Differentialdiagnosen

K. mohleri unterscheidet sich von *K. carpathicus* aus Neudorf durch seine grössern Dimensionen (vgl. Diagramme 19 und 20), durch die weniger stark reduzierte 1. Aussensynklinale der M sup. und durch den im Schwinden begriffenen Längsgrat der unteren Molaren. Während Mesoloph und Mesolophid der Zähne aus Neudorf oft verkürzt sind (vgl. Abb. 67, 2, und Schaub & Zapfe 1953, Tafel I), ist das bei den Anwiler Zähnen nie der Fall. Zudem ist der 3. Molar des Unterkiefers bei *K. carpathicus* stärker reduziert als bei *K. mohleri* (vgl. Abb. 66). Die oberen

Abb. 66 1 *Keramidomys mohleri* von Anwil. P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt): P_4: Al. 240, M_1: Al. 468, M_2: Al. 242, M_3: Al. 243 (invers)
2 *Keramidomys carpathicus* (Schaub & Zapfe) von Neudorf a. d. March, P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: O. E. 159, M_1: O. E. 171, M_2: O. E. 150, M_3 (invers): O. E. 203
3 *Keramidomys aff. carpathicus* von Sansan, P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Ss. 6700, M_1: Ss. 6701, M_2: Ss. 6702, M_3: Ss. 6703 30:1

Molaren von Neudorf zeigen eine Tendenz zur Ausbildung eines Ektolophs, die denjenigen von Anwil fehlt. Schliesslich scheinen die Haupthügel der Zähne bei der Form aus Neudorf deutlicher ausgebildet zu sein als bei der Form aus Anwil.

K. thaleri von Vieux Collonges ist wesentlich kleiner als *K. mohleri* (vgl. Diagramm 20), der Längsgrat der Unterkieferzähne ist nicht reduziert, die Aussensynklinale der unteren Molaren ist weniger stark nach hinten gebogen, und der M_3 inf. ist stärker reduziert. Ausserdem scheint *K. thaleri* nach den Beschreibungen und Abbildungen von Hugueney & Mein (1968) stärker bunodont zu sein als *K. mohleri*. Schliesslich zeigt

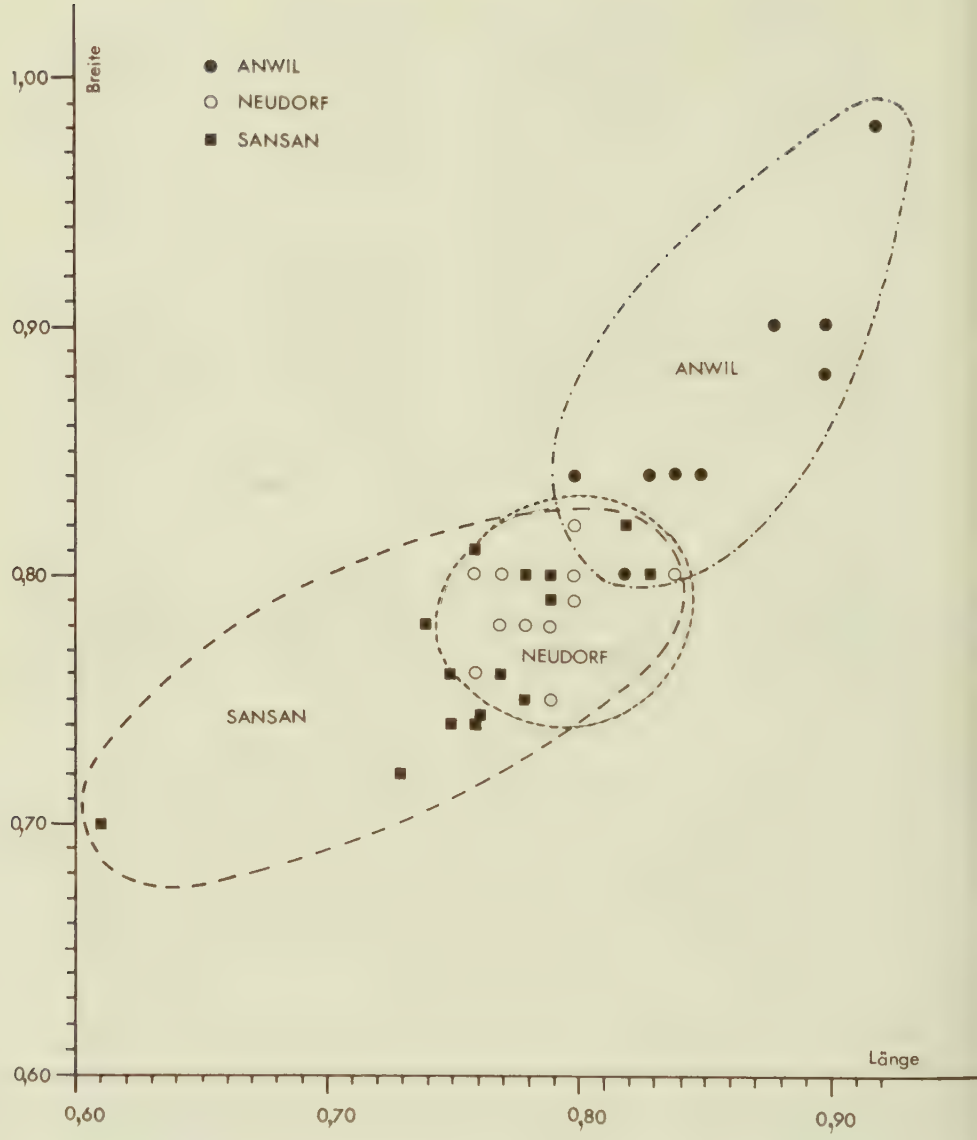


Diagramm 19 Die M_1 inf. von *Keramidomys mohleri* nov. spec. aus Anwil im Vergleich mit den entsprechenden Zähnen von *K. carpathicus* SCHAUB & ZAPFE aus Neudorf und *K. aff. carpathicus* aus Sansan.

Abb. 67 1 *Keramidomys mohleri* von Anwil, P_4–M_2 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 469, M_1: Al. 466, M_2: Al. 467
2 *Keramidomys carpathicus* von Neudorf a. d. March, P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: O. E. 274, M_1: O. E. 266, M_2: O. E. 246, M_3: O. E. 204
3 *Keramidomys aff. carpathicus* von Sansan, P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Ss. 6696, M_1: Ss. 6697, M_2: Ss. 6698, M_3: Ss. 6699 30:1

auch *K. thaleri* eine Tendenz zur Ektolophbildung, die *K. mohleri* fehlt. Dennoch steht diese Form der Anwiler deutlich näher als *K. carpathicus:* Die erste Aussensynklinale der M sup. ist weniger stark reduziert als bei letzterer Art; weniger zurückgebildet ist auch der M_3 inf. (in diesen beiden Merkmalen entspricht sie eher der Anwiler Form).

K. pertesunatoi von Can Llobateres zeigt von allen *Keramidomys*-Arten die deutlichsten Unterschiede zu *K. mohleri:* Ein Mesoloph fehlt immer; ein Mesolophid scheint jedoch, entgegen der Behauptung Hartenbergers (1966, S. 603), manchmal deutlich ausgebildet zu sein. Auch auf Hartenbergers Abbildung 5 f (S. 602) ist ein deutliches Mesolophid zu erkennen. Die 1. Aussensynklinale der M sup. und M inf. ist ausserordentlich stark reduziert. Protoloph und Metaloph, bzw. Meta-

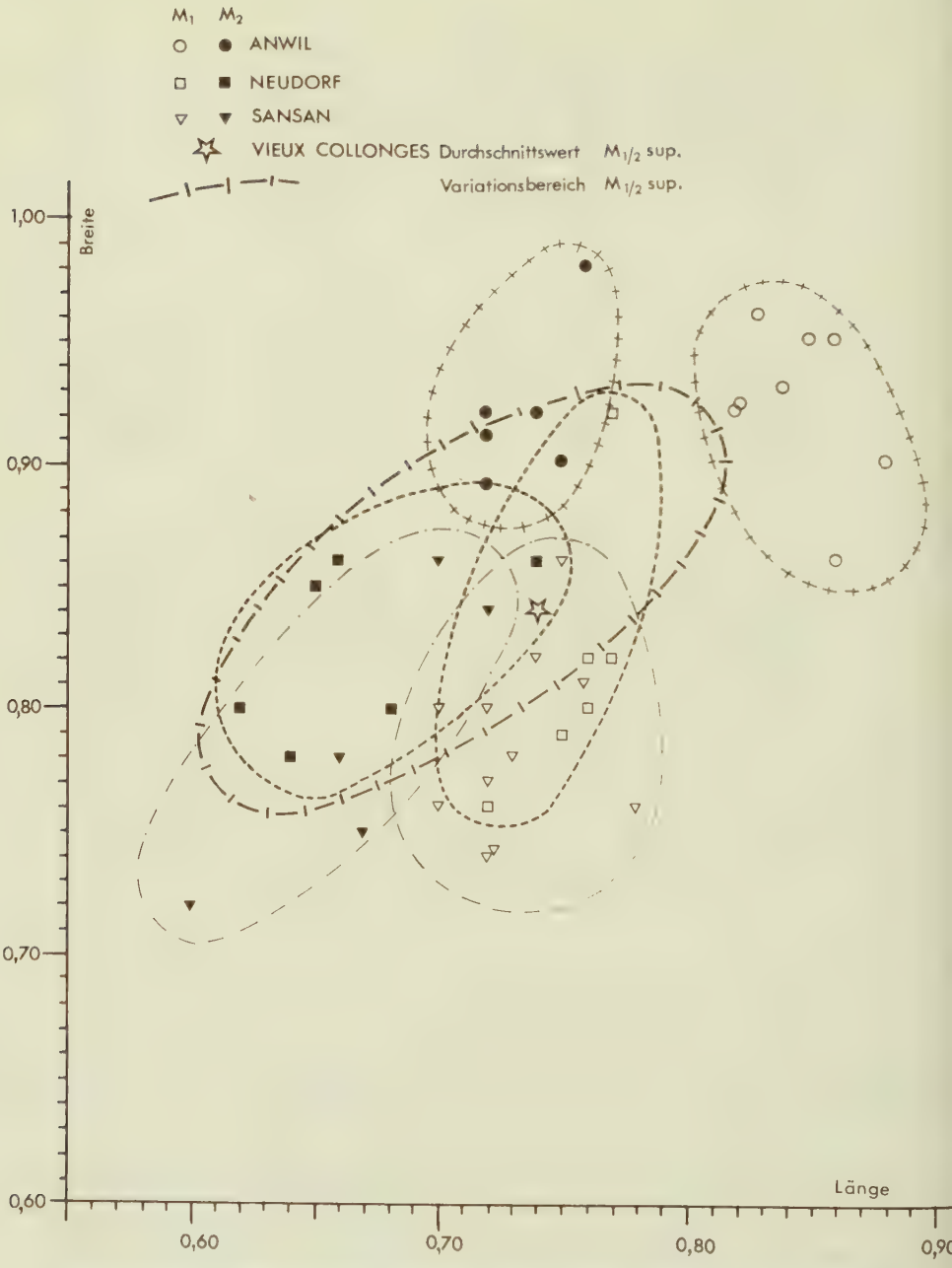


Diagramm 20 Grössenvergleich der ersten beiden oberen Molaren von *Keramidomys mohleri* aus Anwil mit jenen von *K. carpathicus* aus Neudorf, *K. aff. carpathicus* aus Sansan und *K. thaleri* Hugueney & Mein aus Vieux Collonges.

lophid und Hypolophid, sind nicht wie bei *K. mohleri* annähernd parallel, sondern laufen gegen die Zahnmitte zusammen, was den Zähnen einen *Ligerimys*-artigen Aspekt gibt. Der M_3 sup. ist ausserordentlich stark reduziert. Der von HARTENBERGER beschriebene und abgebildete M_3 sup. (Fig. 5 d) scheint mir eher ein M_2 sup. zu sein, denn in der Basler Sammlung besitzen wir einen stark reduzierten, dreiwurzeligen *Keramidomys*-Zahn aus Can Llobateres, der zweifellos als M_3 sup. anzusprechen ist (vgl. Abb. 68).

Abb. 68 *Keramidomys pertesunatoi* (HARTENBERGER) von Can Llobateres, M_3 sup. sin., C. Ll. 8 30:1

Auch in Sansan ist *Keramidomys* durch eine sehr kleine Form vertreten (vgl. Diagramme 19 und 20 und Abb. 66, 3 und 67,3). Ihre Zähne zeigen eine starke Reduktion der 1. Synklinale, besonders der oberen Molaren, und sind relativ bunodont. Wie die Formen von Vieux Collonges und Neudorf zeigt auch die von Sansan eine starke Tendenz zur Schliessung der Synklinalen auf der Labialseite der oberen Molaren, also zur Bildung eines Ektolophs (vgl. Abb. 67, 3). Ausser in diesen erwähnten Merkmalen unterscheidet sich die Form von Sansan von *K. mohleri* durch einen stärkeren Längsgrat der Unterkieferzähne.

KERAMIDOMYS ANWILENSIS NOV. SPEC.

Material: Mand. dext. mit J, M_1 und M_2. M_1: 0,79 × 0,82 mm
M_2: 0,72 × 0,77 mm

Da diese Form von allen bekannten Eomyiden-Arten derart deutlich abweicht, glaube ich es trotz des geringen Materials verantworten zu können, eine neue Art aufzustellen. Die Zugehörigkeit zum Genus *Keramidomys* steht nicht absolut fest, da an der zur Verfügung stehenden Mandibel gerade die, für die gegnerische Zuordnung wesentlichen Zähne, nämlich P_4 und M_3, fehlen. Da M_1 und M_2 inf. 4 Wurzeln besitzen und

die Zugehörigkeit zu einer anderen Eomyiden-Gattung, etwa *Ligerimys* oder *Pseudotheridomys*, auf Grund des Zahnbaus wenig wahrscheinlich erscheint, stelle ich diese Art zu *Keramidomys*.

Diagnose: Mittelgrosser Eomyide mit lophodonten 4wurzeligen Zähnen. Mesolophid nur ganz kurz. Längsgrat der unteren Molaren leicht unterbrochen und in die labiale Zahnhälfte verschoben. Die 4. Aussensynklinale der M inf. reicht sehr weit nach labial; das Hypoconid ist nicht in die Länge gezogen. Die Aussenbucht nur sehr wenig nach hinten gerichtet, sie ist nahezu symmetrisch. Die beiden vorderen Antiklinalen des M_1 inf. sind nach vorn gebogen.

DERIVATIO NOMINIS: Nach Anwil, der Fundstelle, an der diese Art zum ersten Mal gefunden wurde.

HOLOTYPUS: Mand. dext. mit J, M_1 und M_2, Al. 247, Abb. 69.

Abb. 59 *Keramidomys anwilensis* nov. spec. von Anwil, M_1–M_2 inf. sin. (invers), Holotypus, Al. 247 30:1

Beschreibung des Holotypus

Der Mandibelknochen ist leider ziemlich zerdrückt und lässt keine anatomischen Details mehr erkennen. Die Mandibelhöhe, gemessen unter dem M_1, beträgt 2 mm, dürfte aber ursprünglich etwas grösser gewesen sein, da der Knochen leicht gestaucht ist. Der Incisiv ist 8 mm lang, 0,88 mm hoch und 0,46 mm breit. Die Schmelzfläche der Aussenseite ist vollkommen glatt, auf der Innenseite jedoch, unmittelbar bevor das Zahnbein beginnt, lässt der Schmelz eine feine Rille erkennen. Der 1. und der 2. Molar sind noch in situ. Vor dem M_1 sind die beiden hintereinanderliegenden Alveolen des Prämolaren zu sehen. Die beiden lophodonten Molaren besitzen 5 Antiklinalen, wobei allerdings die 3., das Mesolophid, nur ganz kurz ausgebildet ist. Die Antiklinalen sind etwas nach vorn gerichtet. Die beiden Innenhügel sind höher als die Aussenhügel. Der

Längsgrat ist an beiden Molaren schwach unterbrochen, so dass die 3. Innensynklinale mit der Aussenbucht in Verbindung steht. Der Längsgrat liegt nicht in der Zahnmitte, sondern ist nach labial gerückt. Dadurch sind die Antiklinalen verlängert. Die 4. Synklinale reicht sehr weit nach labial, und das Hypoconid ist infolgedessen nicht in die Länge gezogen. Die Aussenbucht ist nur wenig nach rückwärts gebogen.

Der M_1 unterscheidet sich vom M_2 durch sein etwas längeres Mesolophid und die deutlichere Krümmung der beiden ersten Antiklinalen nach vorn. Zudem ist er ein wenig grösser als der M_2. Beim M_1 liegt die grösste Breite in der vorderen Zahnhälfte, beim M_2 in der hinteren.

Differentialdiagnose

Von *Keramidomys mohleri* aus Anwil unterscheidet sich *K. anwilensis* durch seine kleineren Dimensionen, das verkürzte Mesolophid, durch den nach labial gerückten Längsgrat und durch die wenig zurückgebogene Aussenbucht. Die 4. Synklinale reicht bei *K. anwilensis* weiter labialwärts und das Hypoconid ist nicht wie bei der grösseren Art in die Länge gezogen. Schliesslich zeigt kein Exemplar von *K. mohleri* derart nach vorn gekrümmte vordere Antiklinalen, wie das bei *K. anwilensis* der Fall ist.

Gegenüber *K. carpathicus* und *K. thaleri* zeigt *K. anwilensis* die gleichen Unterschiede: Der Längsgrat liegt weiter labial, das Mesolophid ist stärker verkürzt, das Hypoconid ist nicht verlängert, die 4. Synklinale zieht weiter nach labial, die Aussenbucht ist weniger stark nach hinten gerichtet. Ausserdem ist bei *K. anwilensis* der Längsgrat unterbrochen.

Verglichen mit *K. pertesunatoi* besitzt *K. anwilensis* eine stärker entwickelte 1. und 4. Synklinale. Das Anterolophid ist bei der Anwiler Art ebenfalls wesentlich länger.

BEZIEHUNGEN: Auch wenn sich *K. anwilensis* und *K. pertesunatoi* keineswegs ähnlich sehen, zeigen sie doch einige gemeinsame Tendenzen: So besitzen einige Stücke von Can Llobateres ebenfalls einen in der labialen Zahnhälfte verlaufenden Längsgrat. Dieser ist zwar bei den meisten spanischen Exemplaren sehr kräftig ausgebildet, jedoch zeigt das von HARTENBERGER als M_3 inf. interpretierte Stück (1966, S. 602, Fig. 5 h) einen deutlich unterbrochenen Längsgrat. Auch die Aussenbucht der M inf. ist wie bei *K. anwilensis* nur sehr schwach nach rückwärts gebogen, und das Hypoconid ist nicht in der bei *Keramidomys*-Arten üblichen Weise verlängert.

Die leider nur schwach dokumentierte Eomyidenform von Oppeln (Polen), von KOWALSKI (1967) als *Pseudotheridomys carpathicus* bestimmt, dürfte wohl auch ins Genus *Keramidomys* gehören und zeigt

insofern Ähnlichkeit mit *K. anwilensis*, als sie an den unteren Molaren kein Mesolophid besitzt. Die Verlängerung des Hypoconids fehlt ihr ebenfalls.

Einige Ähnlichkeit zeigt *K. anwilensis* auch mit *Estramomys simplex* (Janossy, 1969) aus dem untersten Pleistozän von Ungarn. Dieser äusserst interessante Eomyide besitzt an den beiden vorderen unteren Molaren ebenfalls vier Wurzeln und oft ein noch stärker reduziertes Mesolophid als *K. anwilensis*. An den meisten Zähnen fehlt es vollständig; an einigen Exemplaren von Osztramos, der Typlokalität von *E. simplex*, jedoch ist hinter dem Protolophid ein mit diesem verbundener, kleiner Sporn zu erkennen, der gegen den Längsgrat zieht, aber bevor er diesen erreicht, frei endigt. Dieser Sporn ist wohl als Rest des Mesolophids zu interpretieren. Merkwürdigerweise scheint jedoch bei *Estramomys* das Mesolophid von labial nach lingual reduziert zu werden, während dieser Prozess bei *K. anwilensis* offenbar in der umgekehrten Richtung verläuft. Neben der Reduktion des Mesolophids haben *K. anwilensis* und *Estramomys* noch mehr Merkmale gemeinsam: *Estramomys* zeigt ebenfalls einen Längsgrat, der weiter in der labialen Zahnhälfte verläuft, allerdings nicht so stark wie bei *K. anwilensis*. Wenn es auf Grund dieser Übereinstimmungen auch übertrieben wäre, einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den beiden Formen zu konstruieren, so zeigt *K. anwilensis* im Zahnbau doch Tendenzen, die in Richtung *Estramomys* weisen könnten.

Evolutive Tendenzen im Genus *Keramidomys*

Nach Hugueney & Mein und Hartenberger erfahren die erste Synklinale der oberen und das Mesolophid der unteren Molaren im Laufe der Zeit eine fortschreitende Reduktion. Dies scheint jedoch nur bedingt zu stimmen. Denn *K. mohleri*, bestimmt schon wegen seiner grossen Dimensionen eine relativ junge Art, zeigt eine ganz wenig reduzierte 1. Synklinale an den M sup. und ein durchwegs sehr langes Mesolophid an den unteren Molaren. Diese Eigenart scheint mir auf eine zweite Linie im Genus *Keramidomys* hinzudeuten, welche gewisse altertümliche Merkmale, wie etwa auch die geringe Reduktion des M_3 inf., beibehalten hat, sich aber durch die Veränderung anderer Elemente auszeichnet. Die Reduktion des Längsgrates der unteren Molaren könnte eine evolutive Tendenz in der Linie von *K. mohleri* sein.

Da Hugueney & Mein die fortschreitende Reduktion von Anteroloph, (und damit der 1. Synklinale), von Mesoloph und Mesolophid in die Gattungsdiagnose von *Keramidomys* hineingenommen haben, muss diese neu gefasst werden, damit auch *K. mohleri* einbezogen werden kann:

Neufassung der Gattungsdiagnose von *Keramidomys*

Kleiner lophodonter Eomyide mit wenig molarisierten Prämolaren. P_4 sup. ohne Anteroloph. Obere Molaren meist mit unterbrochenem Längsgrat. Anterolophid nicht reduziert. M_1 und M_2 des Unterkiefers 4wurzelig.

GENUS LEPTODONTOMYS Shotwell 1956

Diese Gattung wurde von J. A. Shotwell für eine Eomyidenart aus Oregon aufgestellt. M. Hugueney und P. Mein ordneten dieser nordamerikanischen Gattung eine Anzahl *Eomys*-Formen aus dem Obermiozän und Unterpliozän Europas zu. Wie für andere Säugetierformen des europäischen Neogens (etwa *Cotimus*, *Copemys* usw.[1]), die zusammen mit nordamerikanischen in eine Gattung gestellt wurden, drängt sich auch in diesem Fall die Frage auf, ob eine Parallelentwicklung nicht näher liegt als eine unmittelbare Verwandtschaft. Um so mehr als sowohl von Nordamerika (*Adjidaumo*-Gruppe) als auch von Europa (*Eomys*-Gruppe) oligozäne Formen bekannt sind, aus welchen sich die miozänen und pliozänen parallel und unabhängig voneinander entwickelt haben könnten. Auch besitzt man über die Art und Weise und den Weg, auf dem die Ausbreitung von einem Kontinent zum andern stattgefunden haben soll, keinerlei Anhaltspunkte. Ausserdem sind vom nordamerikanischen *Leptodontomys* (wie auch von *Cotimus* und *Copemys*) nur sehr spärliche Reste bekannt, weshalb ein genauer Vergleich mit den europäischen Formen nur beschränkt möglich ist. Da sich jedoch zum jetzigen Zeitpunkt kein Beweis gegen die enge Verwandtschaft der europäischen mit den nordamerikanischen Formen beibringen lässt, verwende ich, allerdings mit Vorbehalt, für die bunodonte *Eomys*-Art von Anwil auch den allgemein gebräuchlichen Gattungsnamen *Leptodontomys*.

Gattungsdiagnose nach Hugueney & Mein

Sehr kleiner Eomyide; obere Molaren mit gut entwickelten Cingula, speziell das innere Vordercingulum, welches durch ein tiefes Tal vom Protoconus getrennt ist, mit einem stark nach vorne schrägen Mesoloph und einem fast quergerichteten Sinus. Die unteren Molaren sind die eines sehr kleinen *Eomys*.

[1] Vgl. Kap. *Cotimus*.

LEPTODONTOMYS AFF. CATALAUNICUS HARTENBERGER 1966

Material: 82 Einzelzähne

Leptodontomys catalaunicus ist von HARTENBERGER sowie HUGUENEY & MEIN bereits eingehend beschrieben worden, so dass ich mich hier auf die Differentialdiagnosen beschränken kann.

Der M_3 sup. von *Leptodontomys* ist meines Wissens bis heute nicht bekannt. Im immerhin recht beträchtlichen Material von 82 Einzelzähnen aus Anwil fand sich kein Stück, das eindeutig als M_3 sup. anzusehen ist. Möglicherweise allerdings handelt es sich bei 3 oberen Molaren von Anwil, die an ihrer hinteren Innenseite etwas stärker abgerundet sind, um M_3 sup. Wenn dem so ist, wäre der M_3 sup. von *Leptodontomys* erstaunlich wenig reduziert. Eindeutig kann diese Frage nicht abgeklärt werden, da bei keinem Eomyiden-Zahn von Anwil (auch nicht von *Keramidomys*) Kontaktfacetten zu sehen sind.

Differentialdiagnose

Zu *L.catalaunicus* von Can Llobateres (vgl. Abb. 70) zeigt die Form von Anwil eine ganze Reihe kleiner Unterschiede: Wie aus den Diagrammen 21 und 22 ersichtlich, sind die Zähne aus Spanien wesentlich grösser. Soweit sich aus dem kleinen Material, das mir von Can Llobateres zur Verfügung steht, urteilen lässt, sind die Prämolaren, insbesondere der obere, im Verhältnis zu den Molaren grösser, als dies bei den Anwiler Prämolaren der Fall ist. Das Schlusscingulum der unteren Molaren macht an den Zähnen von Anwil eine scharfe Biegung nach vorn, bevor es in den Hypoconid-Hinterarm mündet: oft bildet sich an dieser Biegungsstelle noch ein kleiner labialwärts gerichteter Fortsatz (vgl. M. 252, Abb. 70, 3). Bei den unteren Molaren von Can Llobateres ist diese Biegung allmählicher und der Fortsatz fehlt. Das Mesolophid, bei den Zähnen von Can Llobateres meist etwas nach hinten gerichtet, ist bei den Anwiler Zähnen im Durchschnitt etwas länger und eher nach vorn gerichtet. An den oberen Molaren ist es vor allem der labiale Teil des Vordercingulums, der die beiden Formen unterscheidet: Bei den Zähnen aus Anwil zieht es sehr weit nach labial an die Basis des Protoconus; nur kurz ist es bei den Molaren aus Spanien, taucht sehr rasch ab in die Tiefe und wird auf der Labialseite kaum mehr angekaut. Ausserdem machen die M sup. von Can Llobateres einen gedrungeneren Eindruck. Die Ecken sind stärker abgerundet, die Hügel massiger und infolgedessen die Täler dazwischen schmäler, eher V-förmig und weniger tief. Damit verglichen sind die Hügel der oberen Molaren von Anwil

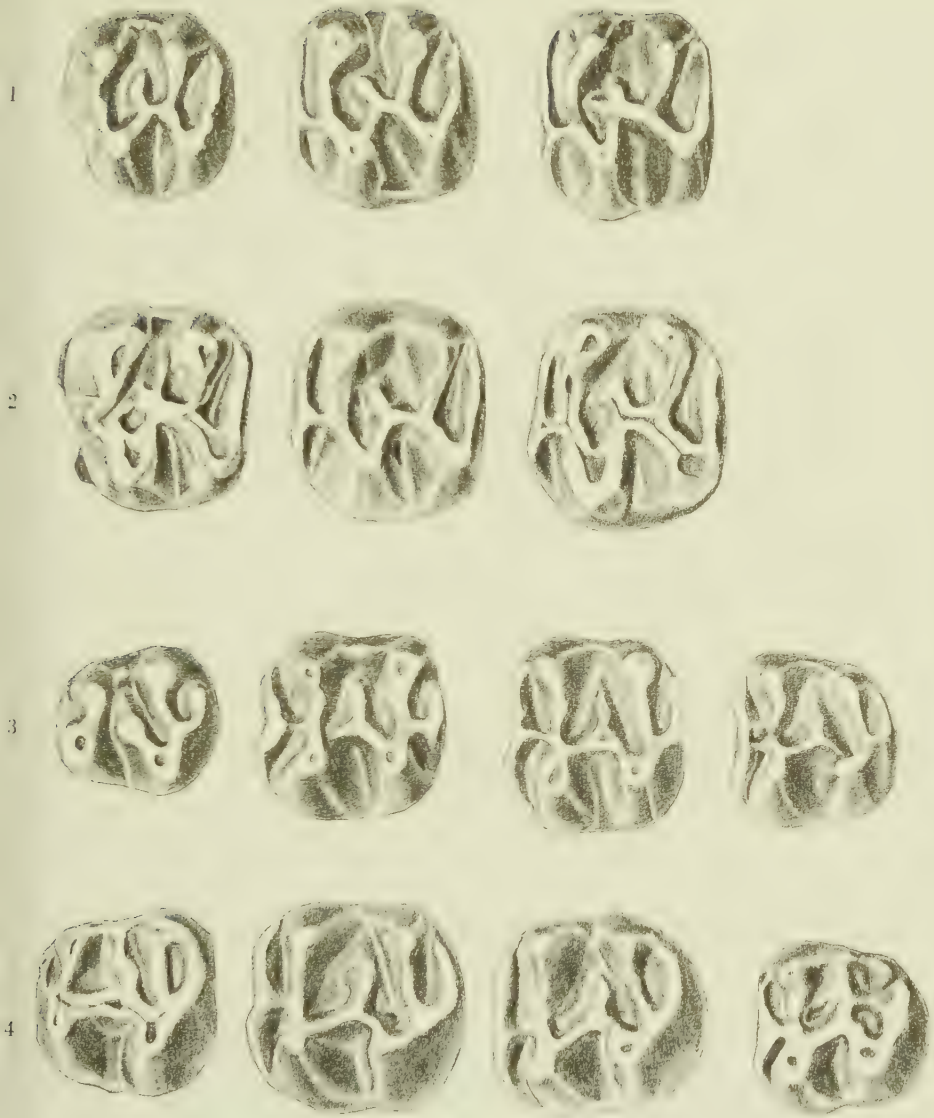


Abb. 70 1 *Leptodontomys aff. catalaunicus* (Hartenberger) von Anwil. P_4 M_2 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 248, M_1: Al. 249, M_2: Al. 250
2 *L. catalaunicus* von Can Llobateres, P_4–M_2 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: C. Ll. 1, M_1 (invers): C. Ll. 3, M_2: C. Ll. 2
3 *L. aff. catalaunicus* von Anwil, P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 251, M_1 (invers): Al. 252, M_2 (invers): Al. 253, M_3 (invers): Al. 254
4 *L. catalaunicus* von Can Llobateres, P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: C. Ll. 4, M_1: (invers): C. Ll. 5, M_2: C. Ll. 6, M_3 (invers): C. Ll. 7 30:1

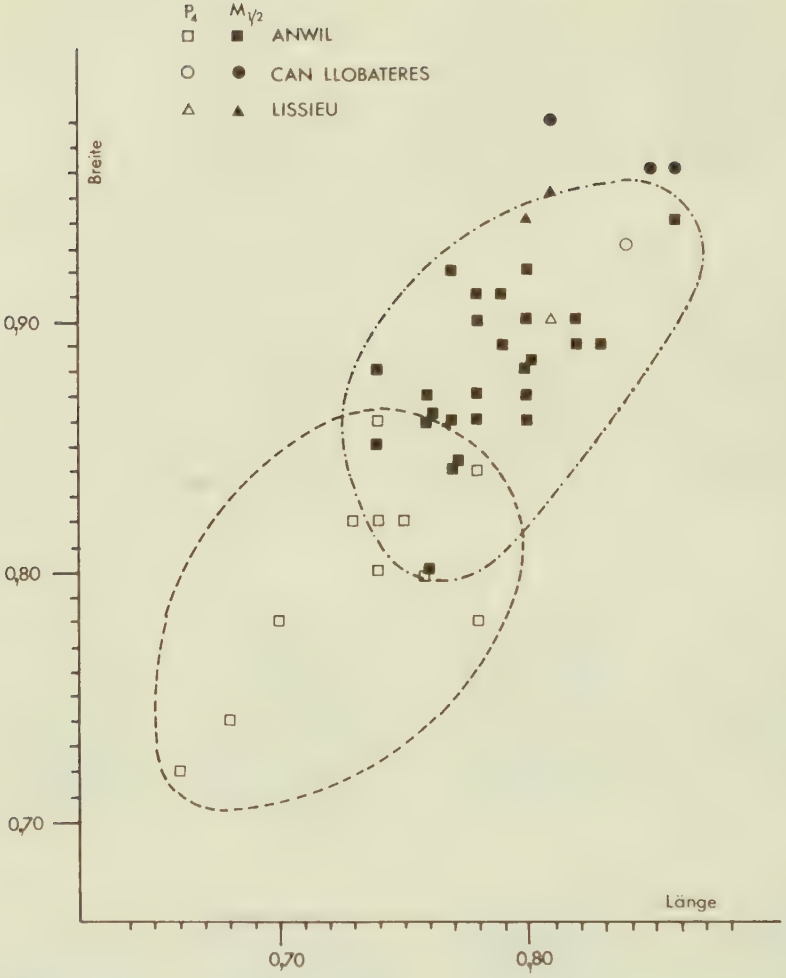


Diagramm 21 P_4 und M_1 M_2 sup. von *Leptodontomys aff. catalaunicus* (HARTENBERGER) von Anwil im Grössenvergleich mit entsprechenden Zähnen von *L. catalaunicus* aus Can Llobateres und *L. aff. catalaunicus* aus Lissieu (Rhône).

schlanker, dafür sind die Synklinalen breiter und im Querschnitt ungefähr U-förmig. Während sich die beiden Innenhügel bei den spanischen M sup. am Lingualrand an ihrer Basis berühren, sind sie bei den Anwiler Zähnen klar durch die Innensynklinale getrennt. Schliesslich ist an vielen M sup. von Anwil der Mesoloph in zwei Äste aufgespalten, ein Merkmal, das ich an keinem Zahn von Can Llobateres beobachten konnte.

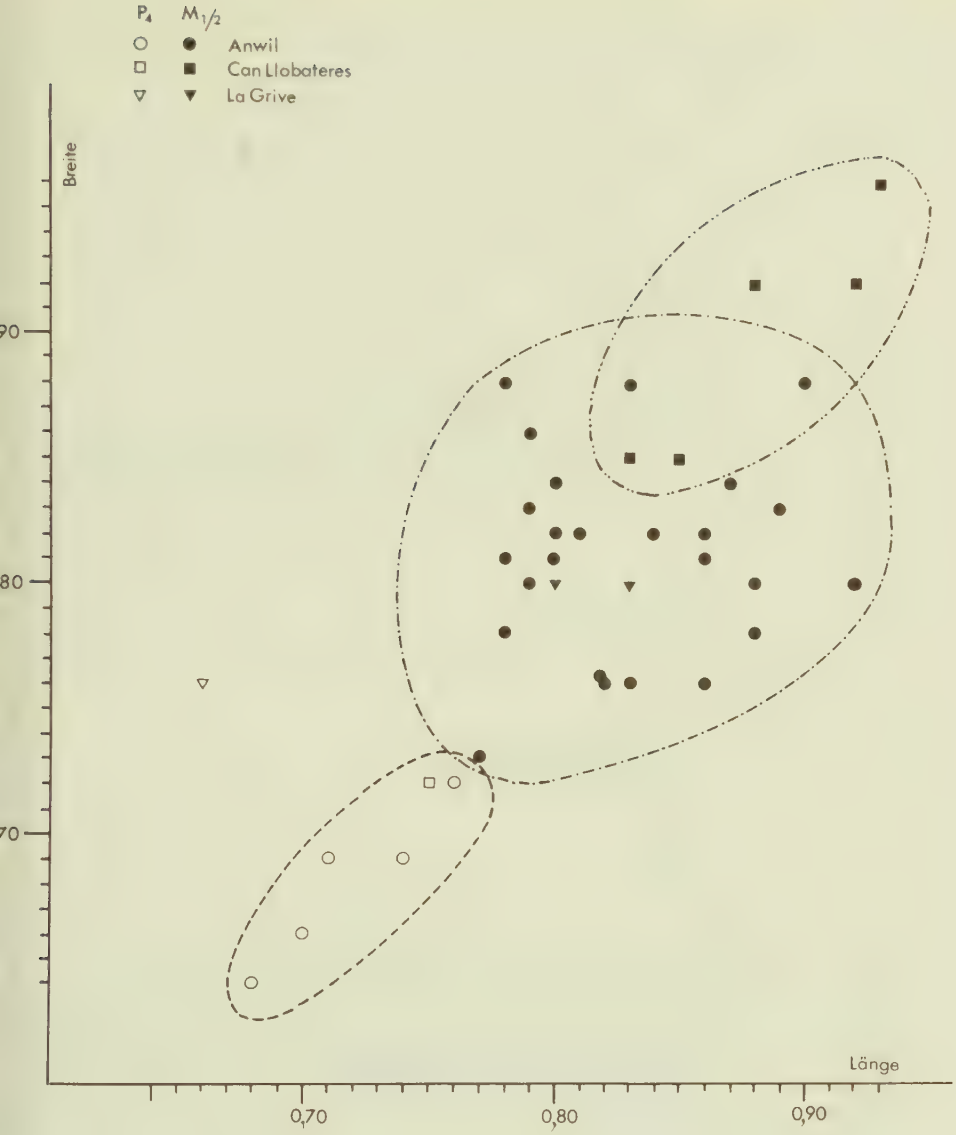


Diagramm 22 P_4 und M_1/M_2 inf. von *Leptodontomys aff. catalaunicus* aus Anwil im Grössenvergleich mit entsprechenden Zähnen der *Leptodontomys*-Formen von Can Llobateres und La Grive.

Von Lissieu (Rhône) sind drei Zähne von *Leptodontomys* bekannt, die grössenmässig gut der Form von Can Llobateres entsprechen, also grösser sind als jene von Anwil. Als Hauptunterschied zur spanischen Form nennen Hugueney & Mein die stärker reduzierten Cingula. Die Reduktion der Cingula soll nach diesen beiden Autoren einer allgemeinen evolutiven Tendenz der Eomyiden entsprechen. In der Tat lässt sich von Anwil über Can Llobateres zu Lissieu eine fortschreitende Reduktion der Cingula der oberen Molaren beobachten. Ein oberer Molar von Lissieu zeigt ebenfalls den bei den Anwiler Zähnen häufigen, zweigeteilten Mesoloph.

Von La Grive sind seltsamerweise nur drei Einzelzähne und ein Mandibelfragment bekannt, die von Hugueney & Mein als *L. catalaunicus* bestimmt wurden. Sie stimmen in der Grösse gut mit den Zähnen von Anwil überein. Als Unterschied zur Typusform von Can Llobateres weisen Hugueney & Mein auf das Mesolophid hin, das bei den unteren Molaren von La Grive etwas länger und stärker nach vorn gerichtet sein soll. Darin stimmt die Form von Anwil ebenfalls mit der von La Grive überein (s. o.).

Ausser den genannten Fundstellen wurden auch in Manchones, Spanien (vgl. de Bruijn), und neuerdings auch in Neudorf je ein Zahn von *Leptodontomys* gefunden.

FAMILIE GLIRIDAE Thomas 1897

Die *Gliridae* sind in Anwil mit elf Arten die formenreichste Familie der gesamten Fauna. Diese elf Arten verteilen sich auf sieben Gattungen. Eine solche Anzahl verschiedener Gliriden von einer stratifizierten Fundstelle ist ganz ausserordentlich und wird meines Wissens von keinem anderen Fundort erreicht. Bedenkt man, dass gegenwärtig in Europa bloss fünf Gliridenarten (den enorm seltenen *Myomimus personatus* aus Bulgarien mitgezählt) leben, so mutet die hohe Artenzahl von Anwil noch viel erstaunlicher an.

Insgesamt wurden in Anwil 701 Gliridenzähne gefunden, eine Zahl, die hinter derjenigen der Cricetidenzähne beträchtlich zurücksteht. Trotz der grossen Menge der verarbeiteten Sedimente wurde von drei Arten nur je ein Zahn gefunden.

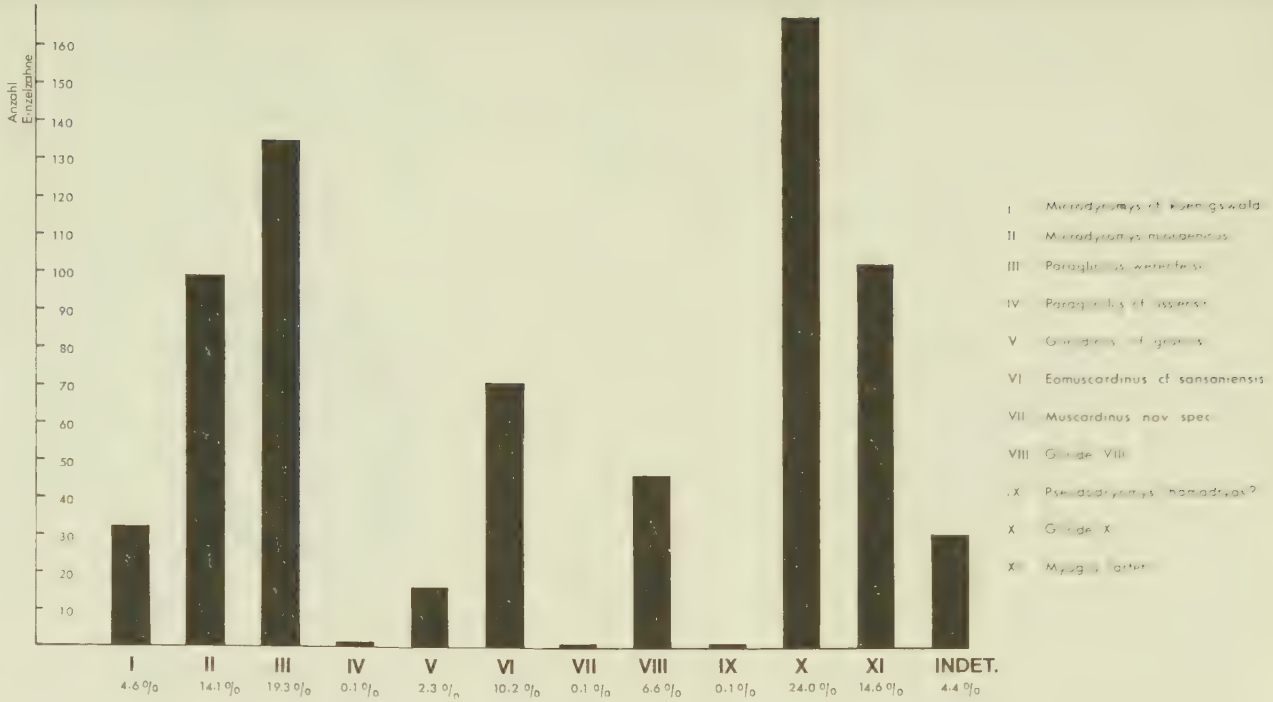


Abb. 71 Prozentuale Verteilung der Anwiler Gliriden-Zähne auf die einzelnen Arten.

Wie sich aus dem folgenden erkennen lässt, sind die Gliriden verglichen etwa mit den Cricetiden eine sehr konservative Familie. Kommen doch verschiedene Arten in fast unveränderter Form während des ganzen Miozäns vor und erscheinen in einigen Fällen sogar noch im Pliozän. Wie konservativ die Gliriden im Miozän sind, bestätigt auch ein Vergleich der beiden altersmässig bestimmt verschiedenen Fundstellen Sansan und Anwil: Sämtliche Gliridenarten von Sansan treten gleich oder nur mit ganz geringen Differenzen in Anwil wieder auf, mit dem einzigen Unterschied, dass sich die Häufigkeit der einzelnen Arten wesentlich verschoben hat. Während beispielsweise *Eomuscardinus sansaniensis* und *Microdyromys miocaenicus* in Sansan mit Abstand die häufigsten Arten sind und *Paraglirulus werenfelsi* und der *Gliride* X nur ganz selten auftreten, haben in Anwil gerade die beiden letztgenannten den Rekord in der Häufigkeit inne (vgl. Abb. 71). *Microdyromys miocaenicus* und *Eomuscardinus aff. sansaniensis* kommen in Anwil erst an vierter bzw. fünfter Stelle.

Da die Gliriden im Verlauf des Miozäns nur wenig evolvieren, sind sie für stratigraphische Schlüsse weniger brauchbar. Dafür geben sie eher über die ökologischen Verhältnisse Aufschluss. Beispielsweise sind mit einer Ausnahme[1] sämtliche heute lebenden Bilche Baumbewohner. Daraus glaube ich schliessen zu können, dass auch der grösste Teil der Formen des Obermiozäns auf den Bäumen lebte oder zumindest waldbewohnend war. Ausserdem deuten die niederkronigen, flachen Backenzähne auf eine relativ weiche Nahrung (Früchte, Knospen usw.), wie sie fast nur im Wald zu finden ist.

Was die Unterscheidungsmerkmale der einzelnen Arten betrifft, so habe ich die Erfahrung gemacht, dass die oberen Molaren in den meisten Fällen mehr arttypische Merkmale zeigen als die unteren. Während in älteren Arbeiten über die Gliriden hauptsächlich Wert auf die Anzahl der Grate gelegt wurde, haben umfangreiche neue Materialien gezeigt, dass die Variation in der Anzahl derselben innerhalb der einzelnen Arten sehr gross ist und nur systematischen Wert hat, wenn sie statistisch erfasst wird. Ich gehe mit Herrn Mein aus Lyon einig, der im Grad der Konkavität der Kaufläche, der Wurzelzahl und nicht zuletzt auch in den Dimensionen wichtige Unterscheidungsmerkmale für die einzelnen Arten sieht.

[1] *Myomimus personatus* soll am Boden leben.

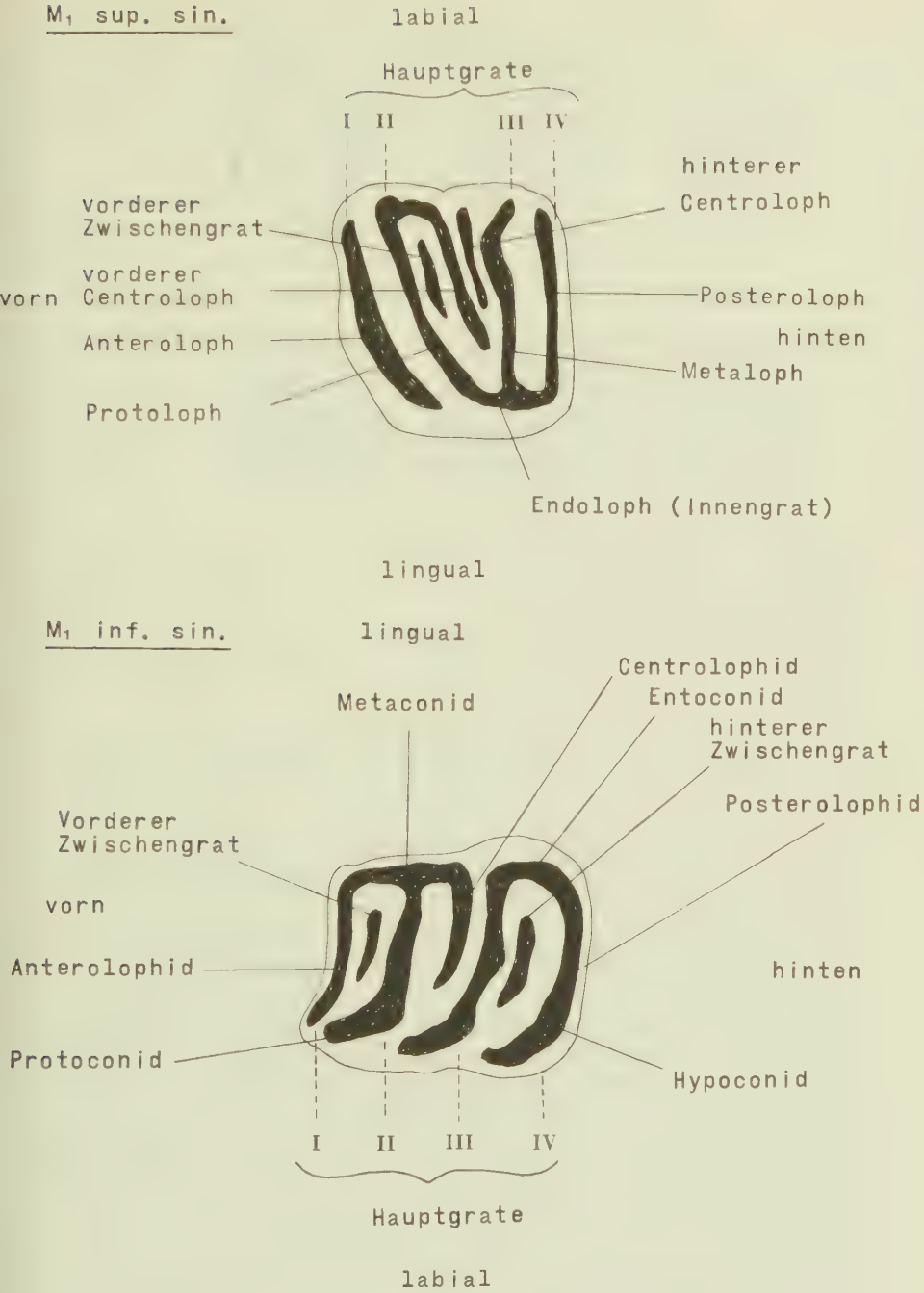


Abb. 72 Bezeichnungen der einzelnen Elemente an Gliriden-Molaren.

GENUS MICRODYROMYS DE BRUIJN 1966

MICRODYROMYS CF. KOENIGSWALDI DE BRUIJN 1966 (GLIRIDE I)

Material: 32 Einzelzähne

Kleinster Gliride von Anwil, mit konkaver Kaufläche, zweiwurzeligen unteren Molaren und einfachem Zahnmuster (soweit beobachtet an den M inf. immer mit drei akzessorischen Graten). M sup. mit durchgehendem Endoloph, der vordere Mittelgrat erreicht das Endoloph nie (vgl. Abb. 73).

Unterschiede zu *Microdyromys miocaenicus* (BAUDELOT 1965), vgl. S. 208

Folgende Gründe haben mich bewogen, die als *M. cf. koenigswaldi* beschriebenen Zähne nicht als kleinere Exemplare von *M. miocaenicus* von Anwil zu betrachten:

Trotz des wesentlich kleinern Materials überträfe die Variationsbreite der beiden Anwiler *Microdyromys*-Formen, als eine einzige aufgefasst, diejenige von *M. miocaenicus* von Sansan deutlich (vgl. Diagramm 24). Ausserdem ergeben sich im Grössendiagramm (besonders deutlich für die unteren Molaren, von denen mehr gefunden wurden als obere) zwei klar getrennte Konzentrationen ohne Übergänge. Parallel zu diesen Grössendifferenzen gehen morphologische Unterschiede: Die vorderste und die hinterste Synklinale der oberen Molaren von *M. koenigswaldi* zeigen im Gegensatz zu den homologen Zähnen der grösseren Form keine Sekundärgrate. Schliesslich sind auch in der Anzahl der Grate an den unteren Molaren keine Zwischenformen zu beobachten: Alle M inf. der kleineren Form von Anwil besitzen sieben Quergrate, diejenigen der grösseren nie weniger als neun; ein Zahn mit acht Zwischengraten ist nicht bekannt.

Obwohl ich keine wesentlichen morphologischen Unterschiede zwischen der kleinsten Gliridenart von Anwil und *M. koenigswaldi* feststellen konnte, stelle ich die Anwiler Art nur mit Vorbehalt zu letzterer. Diese Art wurde erstmals von der spanischen Fundstelle Valdemoros III B, die allgemein als mit Vieux Collonges gleichaltrig gilt, beschrieben. Die Anwiler Form nun, die bestimmt jünger ist, weist wider Erwarten kleinere Dimensionen auf. Als Beispiel für eine ähnliche Erscheinung in der Familie der *Cricetidae* drängt sich der Fall von *Megacricetodon* auf: Sehr kleine Vertreter dieser Gattung kommen schon im Untermiozän (*M. collongensis* von Vieux Collonges) vor. Jedoch die kleinsten – *M. aff. schaubi* – treten erst im obersten Miozän und unteren Pliozän in Erscheinung (Anwil, Giggenhausen, Marktl).

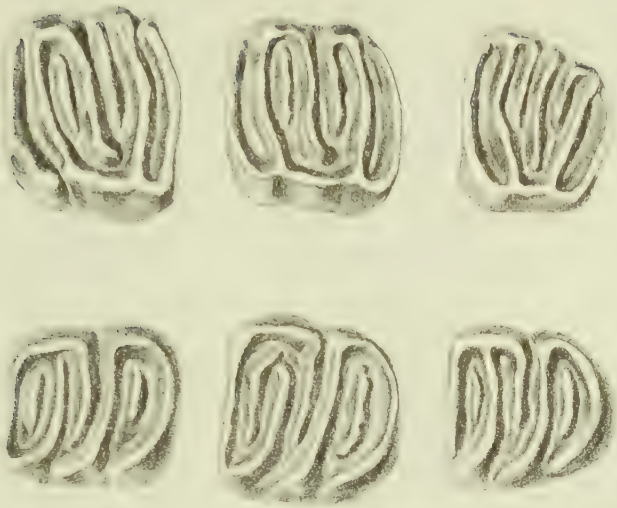


Abb. 73 *Microdyromys cf. koenigswaldi* DE BRUIJN von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 258, M_2 (invers): Al. 259, M_3: Al. 260
2 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 255, M_2 (invers): Al. 256, M_3: Al. 257 25:1

MICRODYROMYS MIOCAENICUS (BAUDELOT 1965)[1] (GLIRIDE II)

Synonyme: *Glirulus miocaenicus* BAUDELOT 1965
Microdyromys complicatus DE BRUIJN ? 1966
Material: 99 Einzelzähne

[1] Zur Nomenklatur:

1. S. BAUDELOT hat die Form von Sansan unter dem Namen «*Glirulus miocaenicus*» beschrieben. Vom rezenten *Glirulus japonicus* (SCHINZ) unterscheidet sie sich jedoch in wesentlichen Merkmalen, so dass ich den Gattungsnamen «*Glirulus*» für die Art aus Sansan nicht für angebracht halte: *Glirulus* besitzt im Gegensatz zur Art aus Sansan an den unteren Molaren ein durchgehendes nicht unterbrochenes Endolophid. An den M sup. steht der vordere Mittelgrat mit dem Endoloph in Verbindung. Wegen dieser Unterschiede verwende ich den 1966 von DE BRUIJN eingeführten Gattungsnamen «*Microdyromys*» auch für diese Art von Sansan, passt doch die Diagnose DE BRUIJNS für *Microdyromys* (1966, I. S. 11) sehr gut für die Form aus Sansan.

2. Zwischen *Microdyromys miocaenicus* von Sansan und *M. complicatus* konnte ich keine wesentlichen Unterschiede feststellen. Allerdings habe ich von der Typuslokalität für *M. complicatus*, Armantes VII., kein Originalmaterial gesehen, nur einige als *M. koenigswaldi-complicatus* bezeichnete Stücke aus Arroyo del Val. Sollte es sich herausstellen, dass die beiden Arten wirklich identisch sind, hätte der Artname «*miocaenicus*» BAUDELOT 1965 Priorität vor «*complicatus*» DE BRUIN 1966.

Abb. 74 *Microdyromys miocaenicus* (Baudelot) von Anwil.
1 P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 265, M_1: Al. 266, M_2: Al. 267, M_3: Al. 268
2 P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 264, M_1 (invers): Al. 261, M_2: Al. 262, M_3: Al. 263 25:1

Diese kleinen Gliridenzähne mit konkaver Kaufläche von Anwil (vgl. Abb. 74) entsprechen recht gut denjenigen von *Microdyromys miocaenicus* aus Sansan (vgl. Diagramme 23 und 25). Die oberen Molaren zeigen ebenfalls einen durchgehenden Innengrat, wobei der Anteroloph nur in ganz seltenen Fällen auf der Lingualseite vom Innengrat getrennt bleibt: auf der Labialseite endigen Antero- und Posteroloph in den meisten Fällen frei. Der vordere Mittelgrat erreicht genau wie bei der Form von Sansan den Innengrat nie. Der Anteroloph zieht sich schräg nach vorn aussen, während der Metaloph ungefähr in einem rechten Winkel in den Innengrat mündet. Der vordere Mittelgrat läuft dem Anteroloph parallel. Wie bei der französischen sind bei der Anwiler Form die oberen Molaren auf der Labialseite kräftig eingebuchtet. Eine «Ornamentation» (nach de Bruijn) – der zwar meiner Meinung nach keine grosse systematische Bedeutung zukommt, da viele Arten eine solche besitzen – weisen beide Formen etwa in gleicher Stärke auf. Unterschiede zwischen den Zähnen von Anwil und Sansan beobachtete ich lediglich in der Grösse und in der Anzahl der akzessorischen Grate: Die Anwiler Zähne sind,

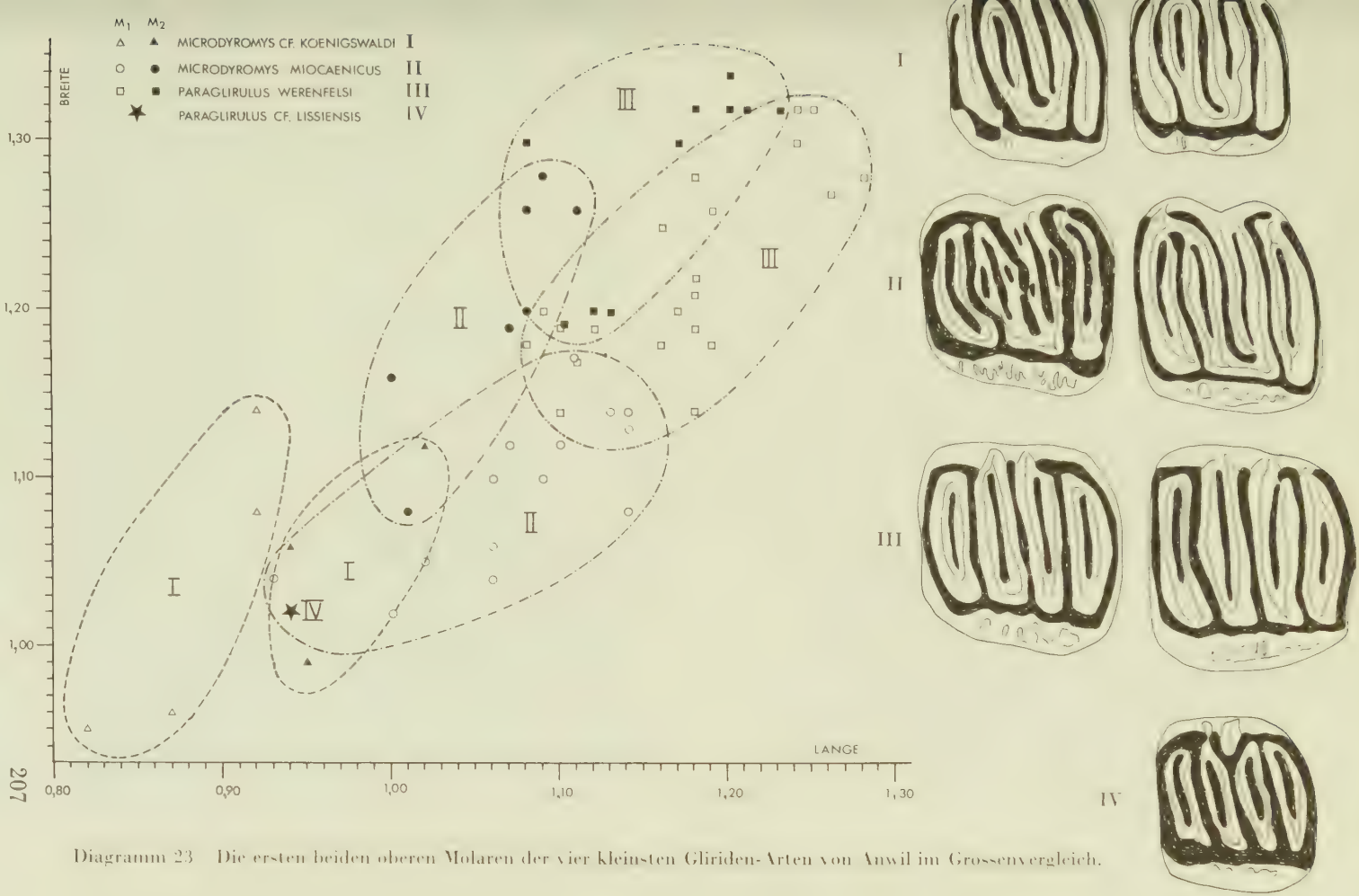


Diagramm 23 Die ersten beiden oberen Molaren der vier kleinsten Gliriden-Arten von Anwil im Grossenvergleich.

soweit sich aus dem relativ geringen Material schliessen lässt, etwas grösser (vgl. Diagramm 24), und während die beiden ersten unteren Molaren von Sansan im Durchschnitt neun Quergrate zeigen, sind es in Anwil durchschnittlich deren zehn. Die Zahl der Grate der ersten zwei oberen Molaren beträgt bei beiden Formen im Durchschnitt ungefähr neun. Ausserdem kommt es bei den oberen Molaren von Sansan häufiger vor, dass vorderer und hinterer Mittelgrat lingual zusammenlaufen als bei den entsprechenden Zähnen von Anwil.

Unterschiede zu *Microdyromys cf. koenigswaldi* von Anwil

- *M. cf. koenigswaldi* ist wesentlich kleiner (vgl. Diagramme 23 und 24);
- besitzt an M_1 und M_2 inf. nie mehr als 7 Quergrate, bei *M. miocaenicus* sind es nie weniger als 9, manchmal bis 12;
- bei *M. cf. koenigswaldi* ist der Anteroloph von M_1 und M_2 sup. manchmal isoliert, bei *M. miocaenicus* nur äusserst selten.

Vergleiche mit *Paraglirulus werenfelsi* von Anwil vgl. Seite 213.

PARAGLIRULUS NOV. GEN.

DIAGNOSE: Kleine bis mittelgrosse Gliriden-Gattung: Zähne mit konkaver Kaufläche und relativ einfachem Zahnmuster. Hauptgrate höher als Sekundärgrate.

Untere Molaren: Zweiwurzelig, ohne durchgehendes Endolophid, mit kräftigen Hauptgraten; M_2 meist breiter als M_1.

Obere Molaren: Dreiwurzelig, nahezu quadratisch mit durchgehendem Endoloph; vorderer Mittelgrat auf der Lingualseite immer mit dem Endoloph in Verbindung; Quergrate verlaufen – besonders am M_2 – parallel zueinander und senkrecht zum Endoloph. Lingualseite ornamentiert.

TYPUSSPEZIES: *Paraglirulus werenfelsi nov. sp.* von Anwil.

Differentialdiagnosen:

Von *Microdyromys* unterscheidet sich *Paraglirulus* hauptsächlich in den oberen Molaren: Durch den bis zum Endolophid durchgehenden vorderen Mittelgrat, durch die nahezu quadratische Umrissform der ersten beiden oberen Molaren und deren Labialrand, der nicht so stark eingebuchtet ist wie bei *Microdyromys*. Ausserdem endigt, im Gegensatz zu *Microdyromys*, der Anteroloph auf der Labialseite meist frei.

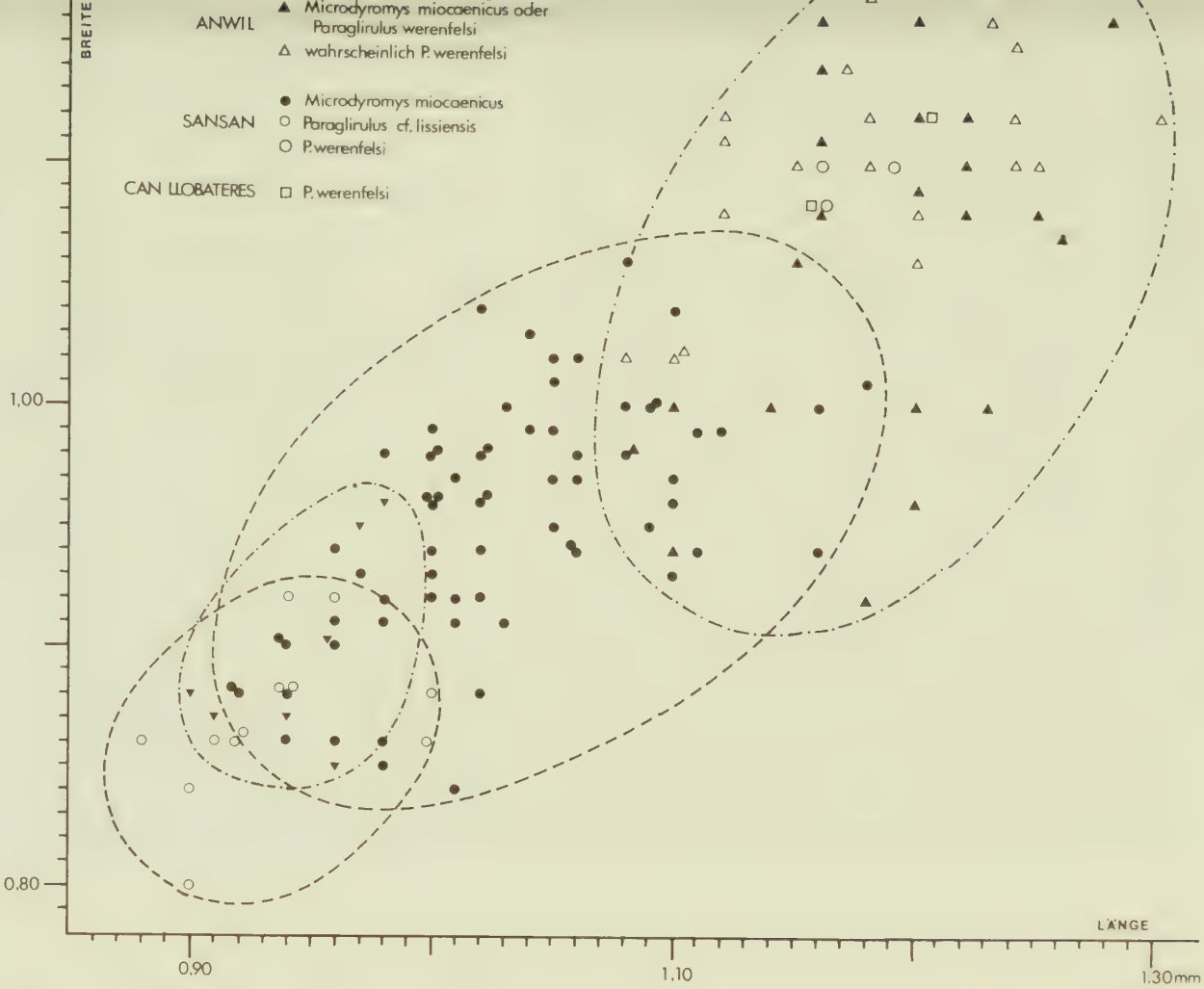


Diagramm 24 Der M_1 inf. der kleinsten Gliriden-Arten von Anwil, Sansan und Can Llobateres im Grössenvergleich.

Die Unterschiede zu *Glirulus* (rezent) und *Amphidyromys* (Heller) (nach Kowalski 1967 ebenfalls zu *Glirulus* gehörig) liegen hauptsächlich in den unteren Molaren: Diese beiden Gattungen besitzen ein durchgehendes Endolophid.

Peridyromys und *Pseudodryomys* besitzen, im Gegensatz zu *Paraglirulus*, an den oberen Molaren einen vollständig isolierten Anteroloph und zeigen lingualwärts zusammenlaufende Hauptgräte. Bei *Glirudinus* (de Bruijn) (= *Glirulus* Dehm 1950 = *Muscardinus [Muscardinulus]* Thaler 1966) schliesslich verlaufen die Quergrate an den M inf. im Gegensatz zu *Paraglirulus* in einem Winkel von zirka 45° zur Längsachse (vgl. Abb. 79). Ausserdem sind die Zähne bei *Glirudinus* nicht oder nur schwach konkav, die Quergrate sind feiner und zahlreicher, und der Anteroloph am M_1 sup. ist isoliert.

Neben den erwähnten, meiner Meinung nach wesentlichen Unterschieden zu ähnlichen Gliridenformen hat mich besonders eine Tatsache bewogen, die ohnehin schon reichlich verworrene Systematik der Gliriden um eine weitere Gattung zu bereichern: Formen mit konkaver Kaufläche und durchgehendem Mittelgrat an den M sup., wie für *Paraglirulus* typisch, scheinen lange Zeit selbständig neben Formen mit frei endigendem Mittelgrat (*Microdyromys*) zu existieren. Mir sind solche Formen bekannt von:

Vieux Collonges (Mitteilung von Herrn Mein),
Sansan (2 Formen),
Anwil (2 Formen),
Can Llobateres (2 Formen),
Lissieu (*«Glirulus» lissiensis*).

Da diese Formen vom Burdigal bis Pliozän vorkommen, an einigen Fundstellen (Sansan, Anwil) sogar neben Formen mit freiendigendem vorderem Mittelgrat an den M sup., halte ich eine generische Abtrennung für angebracht. Handelte es sich, wie Kollegen von mir annehmen, bei den als *Paraglirulus* beschriebenen Zähnen um blosse Varianten von *Microdyromys*, so wären bestimmt auch Zwischenformen bekannt, d. h. Zähne, welche die Merkmale beider Formen vereinigt aufweisen. Zudem wären an einem Fundort wie La Grive, der so immense Mengen Material geliefert hat, auch einige M sup. mit durchlaufendem vorderem Mittelgrat gefunden worden. Bis heute ist jedoch kein solches Stück bekannt.

Die Art von Lissieu, die als einzige der vorher genannten Formen beschrieben ist, wurde von Hugueney & Mein (1965) *Glirulus lissiensis* genannt. Diese Art zeigt jedoch einen wesentlichen, weiter oben schon er-

wähnten Unterschied zum rezenten *Glirulus japonicus:* Sie hat kein durchgehendes Endolophid an den unteren Molaren. Deswegen schlage ich vor, auch diese Art in die Gattung *Paraglirulus* zu stellen.

An der zeitlichen Verbreitung der Gattung *Paraglirulus* ist auffällig, dass sie an den älteren Fundstellen nur sehr spärlich neben *Microdyromys*-ähnlichen Formen auftritt, an den jüngeren jedoch diese anscheinend verdrängt hat. In Vieux Collonges beispielsweise wurde bis heute nur ein einziger Zahn von *Paraglirulus* gefunden; von Sansan sind neben Tausenden von *Microdyromys*-Zähnen nur etwas mehr als ein Dutzend einer grösseren und etwa drei Dutzend von einer kleineren *Paraglirulus*-Art bekannt (vgl. später). Dagegen sind an pliozänen Fundstellen wie Can Llobateres und Lissieu ausschliesslich Exemplare von *Paraglirulus* gefunden worden. In Anwil halten sich *Microdyromys* und *Paraglirulus* zahlenmässig ungefähr die Waage.

PARAGLIRULUS WERENFELSI NOV. GEN. ET NOV. SPEC. (GLIRIDE III)

Material: 135 Einzelzähne

DIAGNOSE: Mittelgrosse Gliriden-Art. Zähne mit vom M_3 bis M_1 zunehmend stärker konkaver Kaufläche.

Untere Backenzähne: Zweiwurzelig, mit kräftigen Hauptgraten, durchschnittlich vier niedrigen Sekundärgraten. Hauptgrate an der Labialseite verdickt; auf der Lingualseite ohne durchgehendes Endolophid. Das Centrolophid verbindet sich nie mit dem Mesolophid-Grat. Die beiden vorderen Hauptgrate auf der Labialseite sind meist nicht verbunden.

P_4: gross, verglichen mit dem anderer Formen.

M_1: vorn nicht sehr stark verschmälert.

M_2: meist breiter als M_1, grösste Breite in der vorderen Hälfte.

M_3: relativ langgestreckt.

Obere Backenzähne: mit annähernd quadratischem Umriss, auf der Labialseite nie stark eingebuchtet. Endoloph durchgehend. Hauptgrate höher als Sekundärgrate. Meist vier Sekundärgrate. Vorderer Mittelgrat verbindet sich auf der Lingualseite immer mit dem Endoloph, endigt jedoch auf der Labialseite meistens frei. Die beiden vorderen Hauptgrate, wie auch die beiden hinteren, sind fast immer miteinander verbunden. Lingualseite ornamentiert.

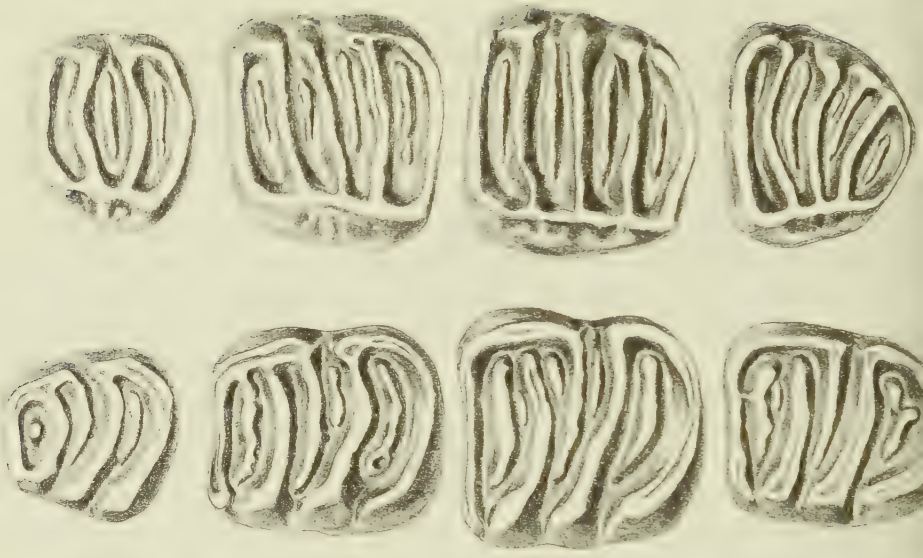


Abb. 75 *Paraglirulus werenfelsi* nov. gen. et nov. spec. von Anwil.
1 P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 273, M_1, Holotypus: Al. 274, M_2: Al. 275, M_3 (invers): Al. 276
2 P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 272, M_1: Al. 269, M_2: Al. 270, M_3: Al. 271 25:1

P_4: Mit rundlichem Umriss; 4 Hauptgrate münden in ein kurzes Endoloph. Der kräftige vordere Mittelgrat erreicht das Endoloph nicht. Lingualseite ebenfalls ornamentiert.

M_1: Subquadratisch, vordere Innenecke der Lingualseite stärker gerundet als die übrigen Ecken. Die beiden vorderen Hauptgrate sind leicht nach vorn geneigt, die beiden hinteren verlaufen senkrecht zum Endoloph.

M_2: Subquadratisch, hinten etwas gerundet, alle Quergrate laufen ziemlich parallel zueinander und senkrecht zum Endoloph.

M_3: Hinten stärker gerundet als M_2, die Quergrate – ausser Antero- und Posteroloph – etwas nach vorn gekrümmt.

DERIVATIO NOMINIS: Zu Ehren von Herrn Dr. h.c. Franz E. Werenfels-Graf, Arlesheim.

HOLOTYPUS: M_1 sup. sin. Al. 274, Abb. 75, 1 (1,16 × 1,25 mm).

Oberer Molar von nahezu quadratischem Umriss und konkaver Kaufläche. Linguale Vorderecke stärker gerundet als die übrigen Ecken. Endoloph durchgehend vom Antero- bis zum Posteroloph. Posteroloph

und Metaloph münden ungefähr senkrecht in den Endoloph. Der vordere Centroloph mündet auf der Lingualseite ebenfalls in den Endoloph und ist etwas schräg nach vorn geneigt wie Antero- und Protoloph. Antero- und Protoloph sowie Meta- und Posteroloph sind auf der Labialseite verbunden. Der vordere Centroloph endet auf der Labialseite frei. In jeder Synklinale zwischen den 5 durchgehenden Quergraten (Hauptgrate und vorderer Centroloph) ist jeweils ein kurzer Zwischengrat eingeschaltet. Diese Zwischengrate sind niedriger als die Hauptgrate. Der vordere Centroloph ist von der Stärke der Hauptgrate. Die Lingualseite des Zahnes ist schwach ornamentiert.

Differential-Diagnosen zu *Microdyromys miocaenicus* von Anwil:

Wie die meisten Gliridenformen sind auch *Paraglirulus werenfelsi* und *Microdyromys miocaenicus* in den oberen Molaren sicherer zu unterscheiden als in den unteren. Ausserdem ist, wie aus den Diagrammen 23 bis 25 ersichtlich, *P. werenfelsi* durchschnittlich etwas grösser als *M. miocaenicus*.

Untere Molaren: *M. miocaenicus* zeigt ein komplizierteres Zahnmuster als *P. werenfelsi:* Bei *M. miocaenicus* variiert die Anzahl der Zwischengrate der ersten beiden unteren Molaren zwischen 5 und 8, bei *P. werenfelsi* zwischen 4 und 6. Die Grate sind bei *M. miocaenicus* allgemein schlanker, und die Zwischengrate sind im Verhältnis zu den Hauptgraten höher als bei *P. werenfelsi*. Das Trigonid von *M. miocaenicus* ist besonders am M_1 gegenüber dem Talonid stärker in die Länge gezogen. Ausserdem ist der M_1 vorn meist stärker verschmälert als bei *P. werenfelsi*. Die Quergrate verlaufen bei *M. miocaenicus* entsprechend den oberen Molaren allgemein schräger, und die labiale Vorderecke ist am M_1 oft nach vorn ausgezogen. Die beiden ersten unteren Molaren sind hinten weniger gerundet als bei *P. werenfelsi*. Der M_3 inf. von *P. werenfelsi* unterscheidet sich vom entsprechenden Zahn von *M. miocaenicus* vor allem durch seine wesentlich grössere Länge im Verhältnis zur Breite.

Obere Molaren: Die beiden ersten oberen Molaren der beiden Formen weichen schon in der Gestalt des Umrisses voneinander ab: Bei *M. miocaenicus* ist die Labialseite stark eingebuchtet, bei *P. werenfelsi* ist sie fast gerade. Der M_2 sup. von *P. werenfelsi* ist nahezu quadratisch, bei *M. miocaenicus* sind die linguale Vorderecke und die labiale Hinterecke stärker abgerundet. Im Gegensatz zu *M. miocaenicus*, wo der vordere Centroloph den Endoloph nie erreicht, verbindet sich der vordere Centroloph bei *P. werenfelsi* in allen Fällen mit dem Endoloph. Die Quergrate sind bei *M. miocaenicus* stärker nach vorn gerichtet als bei *P. werenfelsi*, wo sie

Abb. 76 *Paraglirulus werenfelsi*, M_1 und M_2 sup. sin. von
1 Anwil, M_1: Al. 455, M_2: Al. 456
2 Sansan, M_1: Ss. 6688, M_2 (invers): Ss. 6689
3 Can Llobateres, M_1 (invers): C. Ll. 9, M_2 (invers): C. Ll. 10 25:1

besonders am M_2 und im hinteren Teil von M_1 ungefähr senkrecht zum Endoloph verlaufen. Antero- und Posteroloph endigen bei *M. miocaenicus* auf der Labialseite in den meisten Fällen frei, bei *P. werenfelsi* sind sie mit Proto- bzw. Metaloph verbunden. Dagegen endigt der vordere Centroloph bei *P. werenfelsi* auf der Aussenseite in nahezu allen Fällen frei, wogegen er bei *M. miocaenicus* meistens mit dem Protoloph in Verbindung steht.

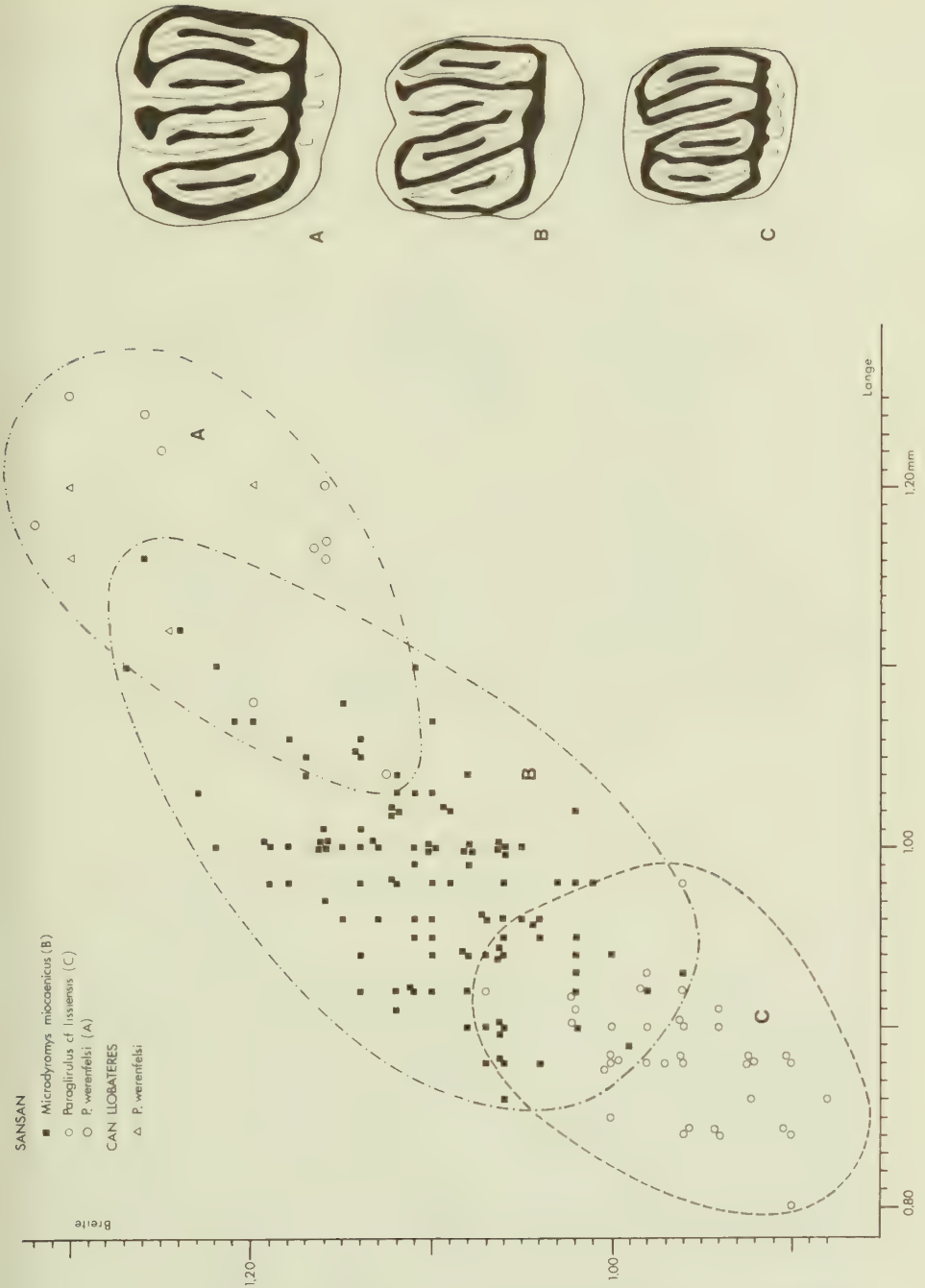


Diagramm 25 Der M_1 sup. von *Microdyromys miocaenicus* (BAUDELOT), *Paraglirulus cf. lissiensis* HUGUENEY & MEIN und *Paraglirulus werenfelsi* nov. spec. aus Sansan im Grössenvergleich.

Von *Microdyromys cf. koenigswaldi* aus Anwil unterscheidet sich *P. werenfelsi* hauptsächlich durch seine grösseren Dimensionen und die grössere Anzahl der Zwischengrate. Ausserdem gelten die Gattungsunterschiede zwischen *Microdyromys* und *Paraglirulus*.

Paraglirulus lissiensis (Hugueney & Mein) weicht von *P. werenfelsi* hauptsächlich durch seine geringere Grösse ab. Zudem sind die Quergrate bei der Art aus Lissieu stärker nach vorn geneigt; der vordere Centroloph ist auf der Labialseite mit Antero- und Protoloph verbunden, der hintere Centroloph mit Meta- und Posteroloph, so dass ein Ectoloph gebildet wird, das nur zwischen vorderem und hinterem Centroloph unterbrochen ist.

Verbreitung von *P. werenfelsi*

Unter Tausenden von Zähnen von *Microdyromys miocaenicus* aus Sansan habe ich 15 Zähne gefunden, die in Morphologie und Grösse so gut mit *P. werenfelsi* von Anwil übereinstimmen, dass ich sie in die gleiche Art stelle (vgl. Abb. 76, 2 und Diagramme 24 und 25). Auch von Can Llobateres besitzen wir im Basler Naturhistorischen Museum 12 Zähne, die sich von *P. werenfelsi* aus Anwil kaum unterscheiden lassen und die infolgedessen ebenfalls zu dieser Art gehören (vgl. Abb. 76, 3 und Diagramme 24 und 25).

PARAGLIRULUS CF. LISSIENSIS (Hugueney & Mein) (GLIRIDE IV)

Material: 1 M sup. (Al. 277) 0,94 × 1,02 mm

Ein einzelner oberer Gliridenmolar mit konkaver Kaufläche lässt sich bei keiner der bis jetzt beschriebenen Arten von Anwil einordnen (vgl. Abb. 77, 1). Hinsichtlich der Grösse stimmt er ungefähr mit *Microdyromys cf. koenigswaldi* überein, gehört jedoch seiner Morphologie nach eindeutig zur Gattung *Paraglirulus*. Er besitzt einen annähernd rhombusförmigen Umriss ohne starke Einbuchtung auf der Labialseite und einen durchgehenden Endoloph. Der vordere Centroloph verläuft wie die vorderen drei Hauptgrate in einem Winkel von zirka 45° zur Längsachse des Zahnes und mündet lingual in den Endoloph.

Von *P. werenfelsi* unterscheidet sich dieser Zahn, abgesehen von seinen kleineren Dimensionen, durch einen Ectoloph, der an keiner Stelle unterbrochen ist und bloss in der Zahnmitte eine Einbuchtung nach innen

Abb. 77 *Paraglirulus cf. lissiensis* (Hugueney & Mein), M sup. von
1 Anwil, M_2 ? sup. sin.: Al. 277
2 Sansan, M_1 und M_2 sup. sin.: Ss. 6690 und Ss. 6691
3 Can Llobateres, M_2 sup. sin.: C. Ll. 11 25:1

aufweist. Derart stark nach vorn geneigte Quergrate, wie sie dieser einzelne Zahn zeigt, konnte ich ebenfalls an keinem Exemplar von *P. werenfelsi* beobachten.

Von sämtlichen mir bekannten Gliridenarten kommt dieser Einzelzahn *P. lissiensis* (Hugueney & Mein) von Lissieu am nächsten. Diese Art zeigt die gleichen nach vorn geneigten Quergrate und hat ungefähr die gleichen Dimensionen wie der Zahn aus Anwil (vgl. Diagramm 23). Dem Umstand, dass bei der Form von Lissieu der Ectoloph nach Beschreibung und Abbildungen von Hugueney & Mein (1965) unterbrochen ist und beim Anwiler Stück nicht, messe ich infolge der Spärlichkeit des Materials, sowohl von Anwil wie auch von Lissieu, keine grosse Bedeutung bei. Trotzdem scheint es mir gerade wegen der Dürftigkeit des Materials angebracht, den Molaren aus Anwil als «*cf. lissiensis*» zu beschreiben.

Der Art von Lissieu sehr ähnliche Zähne, was Grösse und Morphologie betrifft, sind mir auch aus Can Llobateres und Sansan bekannt (vgl. Abb. 77, 2 und 3). Das Basler Museum besitzt etwa drei Dutzend Zähne

dieser kleinen Form aus Sansan, die bisher von *M. miocaenicus* nicht isoliert werden konnte[1]. Sie zeigen an den M sup. ebenfalls etwas nach vorn schräge Quergrate, einen durchgehenden Endoloph und einen vordern Centroloph, der in den Endoloph mündet (vgl. Abb. 77). Von Can Llobateres besitzen wir in Basel nur zwei Zähne einer kleinen Art, auf die sich HARTENBERGERS (1966) Bezeichnung «*Glirulus*» beziehen muss, da sie nach diesem Autor etwas kleiner als die Form von Lissieu sein soll. Diese und die kleine Form aus Sansan scheinen mir ebenfalls zur Art von Lissieu zu gehören. Infolge des geringen Materials jedoch bezeichne ich sie ebenfalls «*P. cf. lissiensis*», wobei es für den Augenblick allerdings dahingestellt sei, ob die Formen von Can Llobateres, Sansan und Anwil miteinander identisch sind.

GENUS GLIRUDINUS DE BRUIJN 1966

GLIRUDINUS CF. GRACILIS (DEHM 1950) (GLIRIDE V)

Material: Mand. dext. mit J, M_1 und M_2
14 Einzelzähne

Abb. 78 1 *Glirudinus cf. gracilis* von Anwil, Mand. sin. (invers). M_1 M_2: Al. 283
2 *Glirudinus gracilis* von Wintershof-West, Mand. sin. (invers), P_4–M_3 Holotypus, Sammlung München, 10754 25:1

[1] S. BAUDELOT äussert 1965 (S. 753) auf Grund eines Mandibelfragmentes von Sansan lediglich die Vermutung, dass noch eine kleinere Form in Sansan existieren könnte.

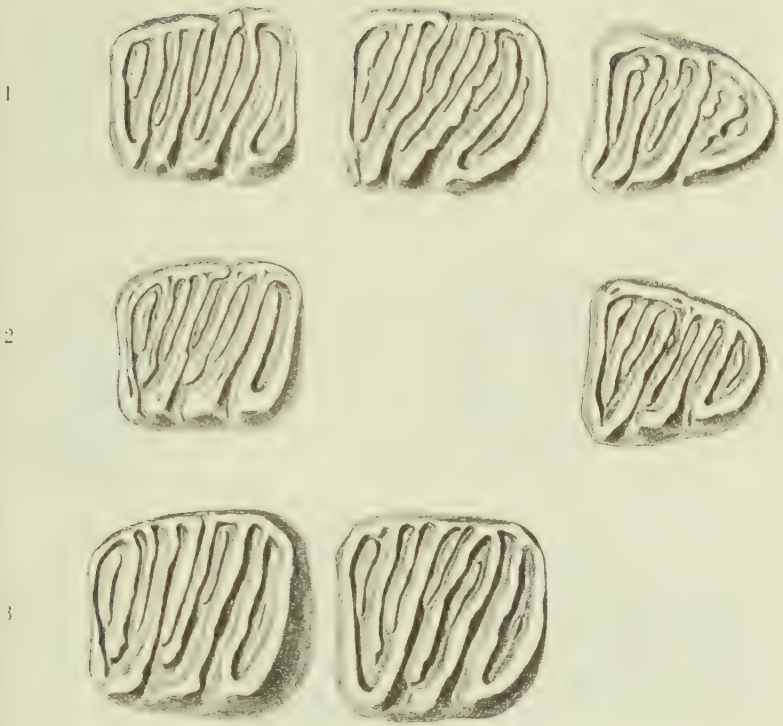


Abb. 79 1 *Glirudinus cf. gracilis* (Dehm) von Anwil. M_1 M_3 inf. sin. (zusammengesetzt): M_1 (invers): Al. 278, M_2: Al. 279, M_3 (invers): Al. 280
2 *Glirudinus cf. gracilis* von Sansan, M_1 und M_3 inf. sin.; M_1: Ss. 6692, M_3 (invers): Ss. 6693
3 *Glirudinus gracilis* von Wintershof-West, M_1 und M_2 inf. sin.; Sammlung München 25:1

Diese altertümliche Gliridenart nimmt sich im Gesamtbild der Anwiler Fauna wie ein Fremdkörper aus. Hat doch Dehm (1950) von der burgidalen Fundstelle Wintershof-West eine Art beschrieben, verglichen mit der die Anwiler Form keine eindeutigen Unterschiede erkennen lässt (vgl. Abb. 78 und 79). Allerdings ist zu sagen, dass das Anwiler Material leider etwas dürftig ist, und dass von den oberen Molaren, die meiner Erfahrung nach bei den Gliriden die meisten charakteristischen Merkmale aufweisen, nur ein einziges, beschädigtes Exemplar gefunden wurde (vgl. Abb. 80, 1).

Die unteren Molaren zeigen eine ebene, manchmal nur schwach konkave Kaufläche, wobei oft nur der linguale Zahnrand ein wenig auf-

Abb. 80 1 *Glirudinus cf. gracilis* von Anwil, P_4 und M_3 sup. sin.; P_4: Al. 281, M_3: Al. 282
2 *Glirudinus cf. gracilis* von Sansan, M_1 ? und M_3 sup. sin.; M_1 ?: Ss. 6694, M_3 (invers): Ss. 6695
3 *Glirudinus gracilis* von Wintershof-West, Mand. sin., P_4–M_2; Sammlung München, 10812 25:1

geworfen ist. Die zahlreichen feinen Schmelzgrate verlaufen in einem Winkel von zirka 45° zur Längsachse des Zahnes. Wie bei *Glirudinus gracilis* aus Wintershof-West sind zwischen den beiden vorderen Hauptgraten meistens drei Zwischengrate eingeschaltet. Auch was die Grösse betrifft, liegen die Anwiler Zähne durchaus im Grössenbereich von *G. gracilis* aus Wintershof-West (vgl. Diagramm 26). Es bleibe allerdings dahingestellt, ob das *G.gracilis* zugeordnete Material von Wintershof-West mit seiner enormen Grössenvariabilität (vgl. Diagramm 26) wirklich nur die Zähne einer einzigen Art enthält.

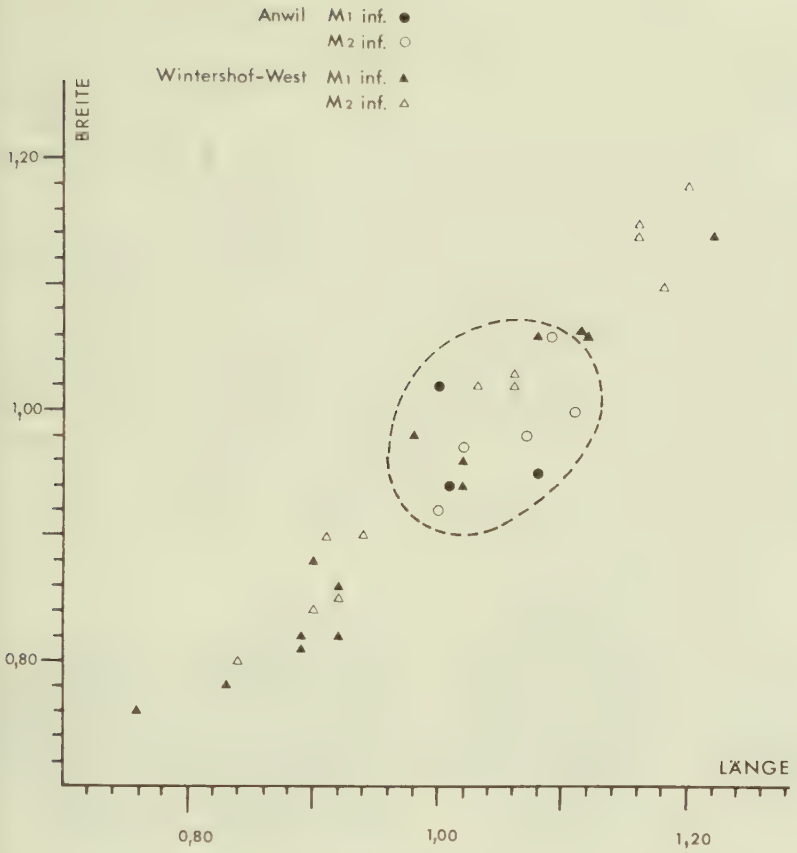


Diagramm 26 Grössenvergleich der ersten beiden unteren Molaren von *Glirudinus cf. gracilis* (Dehm) aus Anwil und *G. gracilis* (Dehm) aus dem Burdigalien von Wintershof-West.

Dass es sich bei den *Glirudinus*-Zähnen von Anwil um aufgearbeitete Stücke aus einer tieferen Zone handelt, ist kaum wahrscheinlich. Denn in diesem Fall hätte man ausser *Glirudinus* noch weitere altertümliche Formen finden müssen. Die Gattung *Glirudinus* ist schon aus dem oberen Aquitan bekannt[1] und hat bereits im unteren Miozän einen derartigen Grad von Spezialisierung erreicht, dass viele jüngere und auch rezente Gliridenarten verglichen mit ihr primitiver erscheinen. Offenbar hat sich *Glirudinus* durch das ganze Miozän hindurch ohne grosse Verände-

[1] Vgl. Baudelot & de Bonis 1966.

rung, wenigstens was die Zähne betrifft, halten können. Die Gliriden sind ja als Ganzes gesehen eine recht konservative Familie, und es sind ausser *Glirudinus* auch andere Formen bekannt, die sich während langer Zeiträume kaum verändert haben: VOLLMAYR (1966) z. B. hat im Oberoligozän von Bayern Gliridenzähne als *Microdyromys* bestimmt, die sich von den obermiozänen nur sehr geringfügig unterscheiden.

Ob der *Glirudinus* von Anwil in die Spezies *gracilis* zu stellen ist, lässt sich noch nicht sicher entscheiden, bevor das Obergebiss hinreichend bekannt ist. Bestimmt jedoch handelt es sich in Anwil um den jüngsten Vertreter der Gattung *Glirudinus*, der bis heute bekannt ist.

Bei der Durchsicht inediter Materialien, welche das Basler Museum von Sansan besitzt, bin ich auf 4 Zähne gestossen, die zweifellos auch als *Glirudinus* bestimmt werden müssen. Die Form scheint allerdings in Sansan ausserordentlich selten zu sein. Wie die *Glirudinus*-Zähne von Anwil stimmen auch diese Stücke aus Sansan vorzüglich mit jenen von Wintershof-West überein (vgl. Abb. 79 und 80).

Abb. 81 *Eomuscardinus aff. sansaniensis* (LARTET) von Anwil.
1 P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 289, M_1: Al. 290, M_2 Al. 291, M_3: Al. 292
2 P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 288, M_1 (invers): Al. 285, M_2: Al. 286, M_3: Al. 287 25:1

EOMUSCARDINUS AFF. SANSANIENSIS (LARTET 1851) (GLIRIDE VI)

Material: 71 Einzelzähne

Diagnose: Vgl. MAJOR 1899, S. 492; BAUDELOT 1965, S. 739.

Die feingerippten, flachen Zähne dieses Gliriden (vgl. Abb. 81) stimmen recht gut mit denjenigen von *E. sansaniensis* aus Sansan überein. Einige Unterschiede jedoch bestehen zwischen den beiden Formen, weswegen hier diejenige von Anwil als «*aff. sansaniensis*» registriert wird. Diese Unterschiede äussern sich in erster Linie am oberen M_1: Während an diesem Zahn bei der Form von Sansan der vordere Centroloph ligualwärts fast immer frei endet (vgl. Abb. 82, 1), erreicht er am M_1 sup. von Anwil immer den Endoloph. Ausserdem endet der Posteroloph an den M_1 sup.

Abb. 82 1 *Eomuscardinus sansaniensis* von Sansan, M_1 sup. sin.: Ss. 6707
2 *Eomuscardinus aff. sansaniensis* von Anwil, M_1 sup. sin.: Al. 472
3 *Muscardinus crusafonti* HARTENBERGER von Can Llobateres, M_1 sup. sin.: C. Ll. 15 25:1

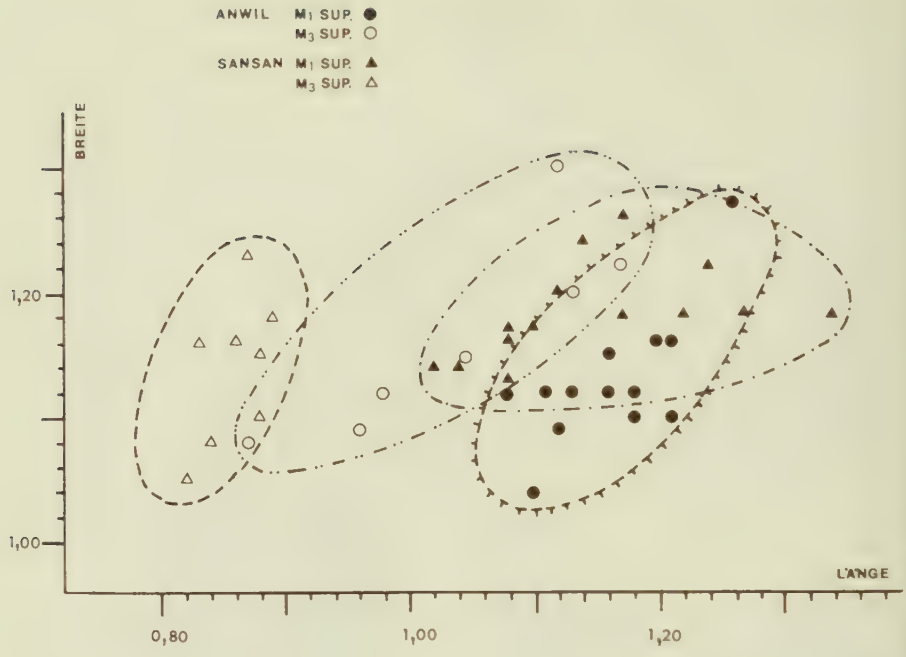


Diagramm 27. Das unterschiedliche Grossenverhältnis zwischen M_1 und M_3 sup. bei *Eomuscardinus aff. sansaniensis* (LARTET) von Anwil und *E. sansaniensis* von Sansan.

von Sansan oft frei, beim entsprechenden Zahn von Anwil dagegen mündet er durchwegs in den Endoloph. Auch besitzt der erste obere Molar von Anwil im Durchschnitt weniger Zusatzgrate: Er zeigt durchschnittlich zirka deren drei (Mittelwert 2,7), während es in Sansan ungefähr vier (Mittelwert 3,9) sind. Ein weiterer Unterschied liegt in der Umrissform des M_3 sup., der bei der Form aus Sansan sehr viel kürzer ist als bei der Anwiler, wo seine Länge ungefähr der Breite entspricht (vgl. Diagramm 27). An den übrigen Zähnen sind keine wesentlichen Unterschiede zu beobachten.

Vergleicht man nun die beiden Formen mit jüngeren aus dem Pliozän oder gar mit dem rezenten *Muscardinus avellanarius*, so zeigt sich, dass die Anwiler Form in einigen Merkmalen den jüngeren Arten näher steht als die Form von Sansan. Dies kommt wiederum am deutlichsten am M_1 sup. zum Ausdruck: Zwar ist dieser Zahn von Anwil nicht in die Länge gezogen wie bei den späteren Formen. Er zeigt jedoch wie diese

einen, mit dem Endoloph verbundenen vorderen Centroloph. Die jüngeren Formen weisen an den oberen Molaren auch ein einfacheres Zahnmuster auf, d. h. sie besitzen weniger Zusatzgrate als *E. sansaniensis*. Wie schon erwähnt, besitzt auch *Eomuscardinus* von Anwil im Durchschnitt weniger Zusatzgrate als die Form von Sansan, ein Merkmal, das meiner Meinung nach als moderner interpretiert werden kann.

Alle diese Unterschiede zwischen den Formen von Sansan und Anwil sind solche, die sich an einzelnen Exemplaren kaum erfassen lassen und sich nur in der zahlenmässigen Verteilung innerhalb der Population ausdrücken. Trotzdem erweist sich die Anwiler Form gegenüber derjenigen von Sansan als moderner und steht meiner Ansicht nach zwischen *Eomuscardinus* von Sansan und den pliozänen Arten *E. vallesiensis* und *Muscardinus crusafonti* von Can Llobateres, allerdings bestimmt näher bei der Form von Sansan als bei den beiden pliozänen (vgl. Abb. 82). Die Frage, ob eine der beiden Arten von Can Llobateres eventuell von der Form aus Sansan abstammt, möchte ich offenlassen.

MUSCARDINUS NOV. SPEC. (GLIRIDE VII)

Material: 1 M_1 sup. dext. 1,50 × 1,19 mm

Bei der Grabung von 1968 wurde ein einzelner beschädigter Zahn gefunden, der bisher einzige Beleg einer weiteren, ziemlich sicher neuen, Art. Zweifellos handelt es sich bei diesem Zahn um den ersten oberen Molaren eines *Muscardinus* (vgl. Abb. 83). Die Kaufläche ist vollständig flach. Man beobachtet vorn einen isoliert stehenden Anteroloph und vier

Abb. 83 *Muscardinus* nov. spec. von Anwil, M_1 sup. sin., Al. 284. 25:1

lange, durchgehende Grate, die auf der Lingualseite durch einen Endoloph verbunden sind. Dabei handelt es sich offensichtlich um drei Hauptgrate und den vorderen Centroloph, der ebenfalls den Endoloph erreicht. Drei

akzessorische Grate sind zu erkennen: einer auf der Lingualseite zwischen Antero- und Protoloph, ein etwas längerer zwischen Proto- und vorderem Centroloph und schliesslich einer zwischen vorderem Centroloph und Metaloph. Bei letzterem handelt es sich möglicherweise um den hinteren Centroloph; genau lässt sich das nicht feststellen, da der Zahn am hinteren Teil der Labialseite beschädigt ist. Genausowenig lässt sich sagen, ob an dieser Stelle noch weitere akzessorische Grate vorhanden gewesen sind.

Verglichen mit dem M_1 sup. von *Eomuscardinus aff. sansaniensis* von Anwil, dem dieser Zahn noch am ehesten gleicht, fällt vor allem das Längsformat dieses Einzelstückes auf: Im Verhältnis zur Breite ist er wesentlich länger. Hauptsächlich die ersten beiden Synklinalen sind gedehnter, und die beiden ersten Hauptgrate sind stärker nach vorn geneigt als bei *E. aff. sansaniensis*.

Mit dieser Dehnung in der Längsrichtung gleicht dieser Zahn sehr stark gewissen Formen aus dem Pliozän, etwa *Eomuscardinus vallesiensis* und *Muscardinus crusafonti* von Can Llobateres sowie *Muscardinus vireti* von Lissieu. Er erweist sich also in dieser Hinsicht wesentlich moderner als *E. aff. sansaniensis*. Gegenüber den erwähnten pliozänen Formen zeigt der Zahn aus Anwil allerdings einige altertümliche Merkmale: Er besitzt mehr akzessorische Grate, vor allem je einen in den ersten beiden Synklinalen, wo die pliozänen Formen meist keinen Zusatzgrat mehr haben. Ausserdem reicht beim Anwiler Zahn der hintere Centroloph, der bei den meisten pliozänen Arten mit dem Endoloph in Verbindung steht, nur etwas über die Mitte der Zahnbreite. In diesem letzteren Merkmal stimmt er wieder mit *E. aff. sansaniensis* überein. Schliesslich zeigt dieser Molar auch nicht die stark in die Länge gedehnte zweite Synklinale, die für die pliozänen Formen charakteristisch ist.

Mit diesen teils modernen, mit pliozänen Formen verglichen wiederum eher altertümlichen, Merkmalen stellt sich dieser Einzelzahn ungefähr zwischen *E. aff. sansaniensis* und die pliozänen Arten. Ohne auf die Probleme der Abstammung näher einzugehen, kann man wohl sagen, dass dieser Zahn innerhalb der Gliriden von Anwil ein sehr modernes Element darstellt und ein kleines Indiz für das gegenüber anderen obermiozänen Fundstellen jüngere Alter von Anwil liefert.

GLIRIDE VIII NOV. GEN. ET NOV. SPEC.[1]

Synonyme: *Myoxus sansaniensis* Fraas 1870
Myoxus sansaniensis Schlosser 1884
Eliomys hamadryas Major 1899 partim
Dryomys cf. hamadryas Kranz 1924
Dryomys hamadryas Stromer 1928
Dryomys hamadryas, grössere Form, Dehm 1950
Dryomys hamadryas Stehlin & Schaub 1951
Pseudodryomys hamadryas de Bruijn 1966
Material: 45 Einzelzähne

Wie aus der stattlichen und wahrscheinlich nicht vollständigen Synonymliste hervorgeht, ist diese Art in der Systematik schon viel hin und her geschoben worden. Dafür sind vor allem zwei Fakten verant-

Abb. 84 *Gliride VIII* nov. gen. et nov. spec. von Anwil.
1 P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 300, M_1: Al. 297, M_2: Al. 298, M_3: Al. 299
2 P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 296, M_1: Al. 293, M_2: Al. 294, M_3: Al. 295 25:1

[1] Diese Art wird gemeinsam mit P. Mein und S. Baudelot in einer besonderen Notiz beschrieben werden.

wortlich: MAJOR, der die erste gültige Beschreibung der Art lieferte – vor ihm wurden alle miozänen Gliriden einfach als «*Myoxus sansaniensis*» bezeichnet –, fasste unter dem Artnamen «*hamadryas*» zwei Formen verschiedener Grösse aus La Grive zusammen. Er hatte nur ein sehr geringes Material zur Verfügung, deshalb schienen ihm die verschiedenen Grössen der Zähne noch im Bereich der normalen Variation zu liegen (1899, S. 497). Seither sind in La Grive umfangreiche Materialien gefunden worden, und damit lassen sich, wie mir P. MEIN aus Lyon mitteilt, schon allein nach der Grösse, eindeutig zwei Arten unterscheiden. Wie ich – ebenfalls von Herrn MEIN – weiss, gehört MAJORS Holotyp für *P. hamadryas*, der in London unter der Nummer m 5298 A aufbewahrt wird, zur kleinen Art von La Grive. Infolgedessen ist die grosse Art – bisher ebenfalls unter dem Namen «*hamadryas*» figurierend – bis heute nicht beschrieben und ohne Namen. Diese Beschreibung soll in nächster Zeit gemeinsam mit P. MEIN und S. BAUDELOT nachgeholt werden.

Die zweite Ursache für die Verwirrung um die Art «*hamadryas*» ist bestimmt in der Verwechslung zu suchen, die STEHLIN & SCHAUB in ihrer Trigonodontie unterlaufen ist: Als Fig. 517 (S. 301) bilden sie unter dem Namen *Dryomys hamadryas* eine Mandibel aus Sansan ab, die, wie ich mich selbst am Original zur Abbildung aus der Basler Sammlung überzeugen konnte, überhaupt mit keiner der beiden Formen MAJORS von La Grive etwas zu tun hat. Es handelt sich hierbei um eine viel kleinere Form, die später von Frau BAUDELOT unter dem Namen *Glirulus miocaenicus* beschrieben worden ist (vgl. *Gliride II* von Anwil). Als Beispiel für die obere Bezahnung von *D. hamadryas* geben STEHLIN & SCHAUB in der gleichen Arbeit die Abbildung eines Oberkiefers aus Vermes (Berner Jura) (Fig. 200, S. 139), der nun ebenfalls nicht zur wirklichen Spezies *hamadryas* gehört (gemäss dem Holotypus in London), sondern zur grösseren, neuen Art, zu der auch *Gliride VIII* aus Anwil gerechnet werden muss.

Um der später folgenden Neubeschreibung dieser Art nicht vorzugreifen, beschränke ich mich hier auf die Vergleiche, die für das Gesamtbild der Gliridenfauna von Anwil von wesentlicher Bedeutung sind. Soweit sich aus dem geringen Material, das mir aus La Grive zur Verfügung steht, schliessen lässt, ist der *Gliride VIII* aus Anwil etwas grösser als die grössere der beiden Formen aus La Grive (vgl. Diagramm 28). Besonders der M_1 inf. scheint etwas länger. Auch besitzen die unteren Molaren von Anwil im Durchschnitt offenbar mehr und kräftigere Zusatzgrate (vgl. Abb. 84) als die gleichen Zähne der grösseren Art von La Grive. Auch von Sansan ist die grössere Art bekannt, wenn sie dort auch ausserordentlich

selten ist. Dieses Material erlaubt ebenfalls keine weitgehenden Schlüsse; immerhin ist diese Form, soweit ich feststellen konnte, etwas kleiner als der *Gliride VIII* von Anwil und bewegt sich ungefähr im Grössenvergleich der grösseren Art von La Grive. Neben Anwil, La Grive und Sansan ist diese Art aus Vermes, Steinheim, Zeglingen, Nunningen und aus dem Flinz von München bekannt. Sie ist also bei weitem häufiger als der wirkliche *P. hamadryas*.

PSEUDODRYOMYS HAMADRYAS (MAJOR 1899) ? (GLIRIDE IX)

Material: 1 M_1 inf. 1,20 × 1,24 mm (Abb. 85)

Nach den ersten Sortierarbeiten des Anwiler Fundgutes fand sich unter dem Material von *Gliride VIII* ein Zahn mit dem gleichen groben, altertümlichen Zahnmuster wie bei der vorhergehenden Art. Er fiel jedoch vor

Abb. 85 *Pseudodryomys hamadryas* (MAJOR) ? von Anwil. M_1 inf. sin. (invers). Al. 301 25:1

allem durch seine geringere Grösse und durch seine Proportionen auf: Während alle M_1 inf. von *Gliride VIII*, die ich von Anwil habe, länger als breit sind, ist dieser Zahn breiter als lang (1,20 · 1,24 mm). Er besitzt neben den vier Hauptgraten und dem Centrolophid einen deutlichen hinteren Zwischengrat, einen nur schwach angedeuteten vorderen Zwischengrat und einen ebenfalls kaum sichtbaren Sekundärgrat zwischen dem zweiten Hauptgrat und dem Centrolophid. Über die Bewurzelung lässt sich leider nichts aussagen, da nur die Krone erhalten ist.

Da dieses Exemplar aus der Reihe der entsprechenden Zähne von *Gliride VIII* so augenfällig herausfällt (vgl. Diagramm 30) und da es in seiner Morphologie und seinen Dimensionen sehr gut den Molaren des

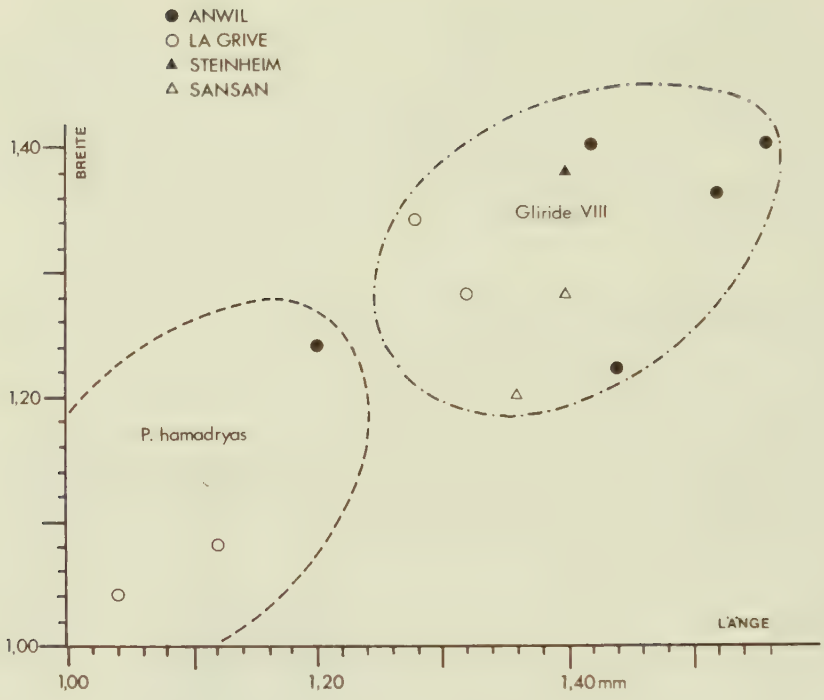


Diagramm 28 Der erste untere Molar von *Pseudodryomys hamadryas* (MAJOR) und *Gliride VIII* nov. gen. et nov. spec. von verschiedenen Fundstellen im Grössenvergleich.

wirklichen *P. hamadryas* von La Grive entspricht (vgl. Diagramm 28), halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass es zu dieser Art gehört. Da die Unterschiede zwischen den beiden Formen MAJORS noch nicht genau herausgearbeitet sind (dies wird in der geplanten gemeinsamen Arbeit mit P. MEIN und S. BAUDELOT erfolgen) und mir zur Zeit nur ein einzelnes Stück aus Anwil zur Verfügung steht, stelle ich es mit einem Fragezeichen zu *P. hamadryas*.

P. hamadryas scheint wesentlich seltener zu sein als die grössere Form *(Gliride VIII)*. Bisher ist diese Art neben diesem einzelnen Zahn aus Anwil nur von La Grive bekannt.

GLIRIDE X[1] NOV. GEN. ET NOV. SPEC.

Material: 168 Einzelzähne

Dieser grosse Gliride ist in Anwil mit 168 Einzelzähnen bei weitem die häufigste Art der Familie. Obwohl die Art von verschiedenen Fundstellen des Obermiozäns bekannt ist und Stücke aus Sansan seit vielen Jahren in der Basler Sammlung aufbewahrt werden, ist diese Art bis heute noch nicht beschrieben. Im Hinblick auf die geplante Neubeschreibung beschränke ich mich hier auf die wichtigsten Beschreibungen und Vergleiche.

Die unteren Molaren (vgl. Abb. 86, 2) weisen ein ähnliches Gepräge auf wie diejenigen des rezenten *Glis glis*. Allerdings ist der *Gliride X* von Anwil wesentlich kleiner als die rezente Art und zeigt zudem einige sehr wesentliche Unterschiede, weshalb sie nicht mit der rezenten Art in die gleiche Gattung gestellt werden kann. So zeigen beispielsweise die unteren Molaren ein Centrolophid, das sehr weit lingualwärts zieht und fast immer mit dem zweiten Hauptgrat in Verbindung tritt. Beim rezenten *Glis* ist der Grat, der wohl dem Centrolophid entspricht, bloss sehr kurz und berührt den zweiten Hauptgrat auf der Lingualseite nie. Gerade umgekehrt ist es mit dem hinteren Zwischengrat der unteren Molaren: Bei *Gliride X* bleibt er ganz kurz und tritt nur in Ausnahmefällen mit dem dritten und vierten Hauptgrat auf der Lingualseite in Verbindung; bei *Glis glis* jedoch tut er dies immer, der dritte Hauptgrat steht jedoch isoliert, während der hintere Zwischengrat und der vierte Hauptgrat (Posterolophid) lingual verbunden sind.

Wohl den wesentlichsten Unterschied zwischen den beiden Formen bildet der immer durchgehende Endoloph der oberen Molaren von *Gliride X* (vgl. Abb. 86, 1). Dieser Endoloph fehlt beim rezenten Siebenschläfer vollständig. Im übrigen zeigen die oberen Molaren von *Gliride X* einen sehr ähnlichen Habitus wie diejenigen von *Paraglirulus werenfelsi* (s. o.), mit einer Tendenz zur Symmetrie besonders am M_2 sup.

Auffällig bei dieser Gliridenart ist besonders die grosse Variabilität in der Verbindung der einzelnen Grate miteinander. Fast alle möglichen Verbindungen zwischen Haupt- und Sekundärgraten sind auf der Lingualseite der unteren Molaren zu beobachten. Auch Querverbindungen kommen viel häufiger vor als bei andern Gliridenarten. Besonders oft ist bei den unteren Molaren ein Zusammenlaufen von Centrolophid und

[1] Diese Art soll ebenfalls in der geplanten Arbeit gemeinsam mit P. Mein und S. Baudelot beschrieben werden.

Abb. 86 *Gliride* X nov. gen. et nov. spec. von Anwil.
1 P_4–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 309, M_1: Al. 306, M_2: Al. 307, M_3: Al. 308
2 P_4–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); P_4: Al. 305, M_1: Al. 302, M_2: Al. 303, M_3: Al. 304

25:1

drittem Hauptgrat zu beobachten, so dass sich das Bild eines Y ergibt. Auch Exemplare mit vollständig gestörtem Zahnmuster, bei deren Anblick man versucht ist, sie für Vertreter einer weiteren Art zu halten, sind relativ häufig (vgl. Abbildung 87).

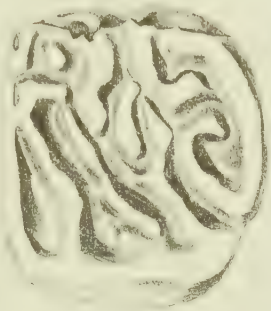


Abb. 87 *Gliride X* von Anwil, M_2/M_3 sup. sin., Al. 310 25 : 1

Übereinstimmung zeigt der *Gliride* X wohl noch am ehesten mit *Glis ? spectabilis* Dehm von Wintershof-West. Diese untermiozäne Art zeigt ebenfalls den durchgehenden Endoloph der oberen Molaren. Jedoch wirkt das Muster der oberen Molaren bei der Art von Wintershof-West wesentlich ruhiger, fast möchte man sagen «klassischer», als bei den Zähnen von Anwil. Die Grate der M sup. von Anwil laufen nicht parallel, sondern etwas gegen die Mitte zusammen. Ausserdem fehlen den oberen Molaren von Anwil die Zusatzgrate zwischen dem ersten und zweiten und dem dritten und vierten Hauptgrat. Auch der obere Prämolar der Form von Anwil gleicht eher demjenigen von *Glis glis* als dem von *Glis ? spectabilis*. Schliesslich ist die Art von Wintershof-West deutlich grösser, weswegen sie wohl als Vorfahr von *Gliride* X mit ziemlicher Sicherheit auszuschliessen ist.

In Sansan kommt – wie bereits erwähnt – eine *Gliride* X sehr ähnliche Form vor. Sie zeigt jedoch keine derart grosse Variabilität und ist recht selten. (Neben Tausenden von Zähnen anderer Gliridenarten besitzt unsere Sammlung in Basel nur 36 von dieser Art.) Grössenmässig stimmen die Formen von Sansan und Anwil gut überein (vgl. Diagramme 29a und b).

Neben Sansan und Anwil wurde diese Art auch in La Grive gefunden und möglicherweise auch in Neudorf.

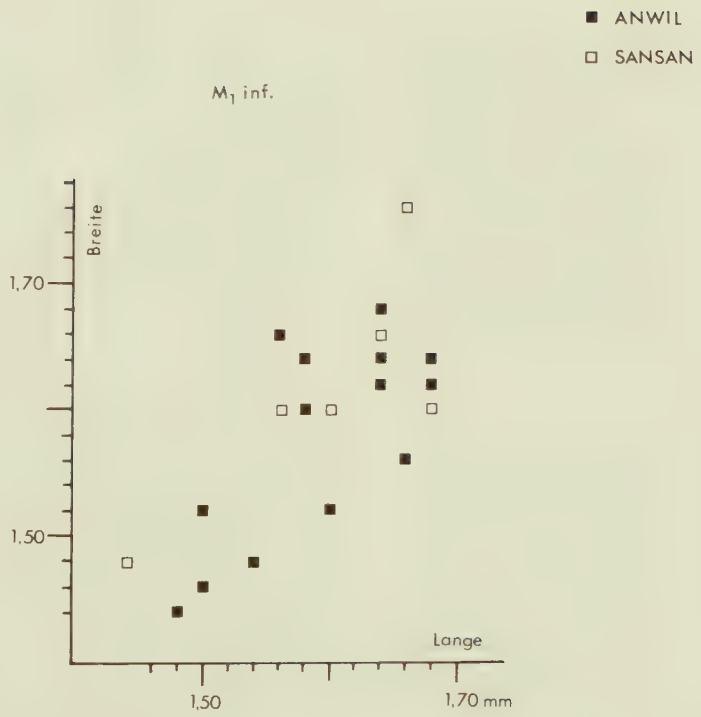


Diagramm 29a

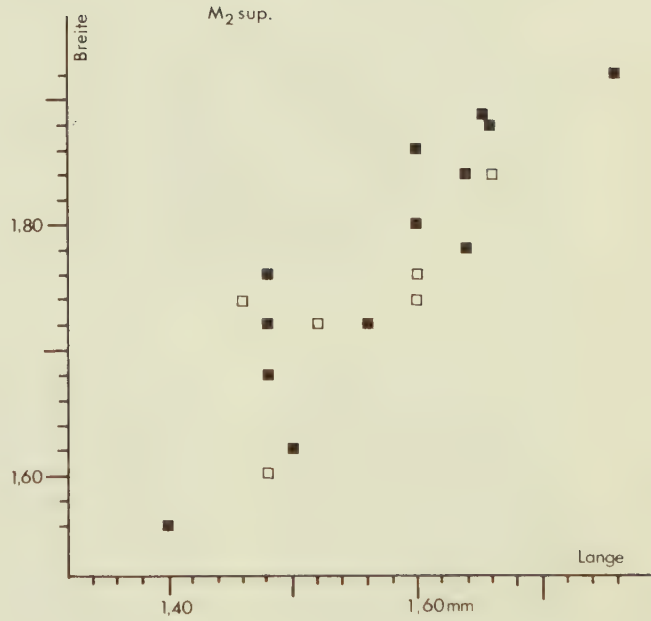


Diagramm 29b

M_1 inf. (29a) und M_2 sup. (29b) von *Gliride X* nov. gen. et nov. spec. aus Anwil und Sansan im Grössenvergleich.

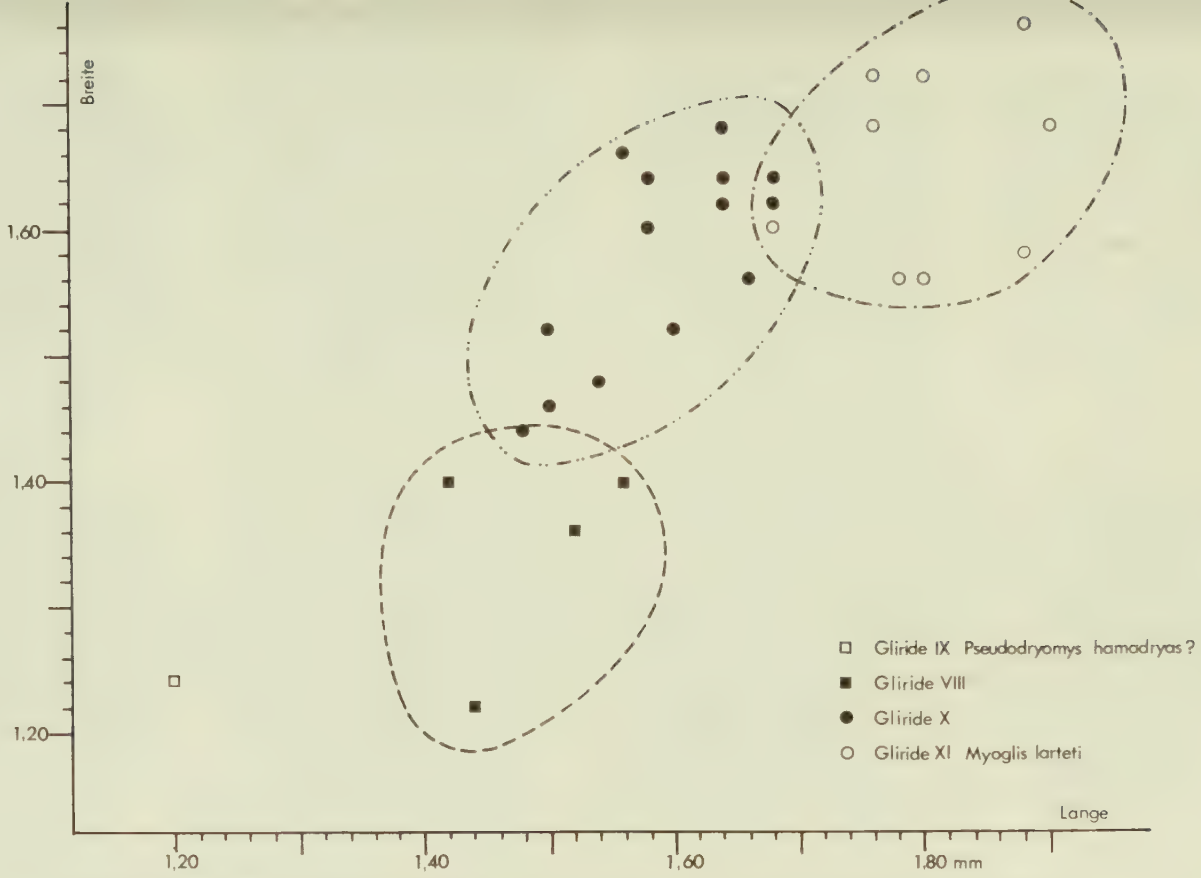


Diagramm 30 Längen-Breiten-Diagramm für die M_1 inf. der vier grössten Gliridenarten von Anwil.

MYOGLIS[1] LARTETI BAUDELOT 1965

«Muscardinus» grosse forme, MEIN 1958, Vieux Collonges
Myoglis larteti BAUDELOT 1965, Sansan
Pentaglis meini DE BRUIJN 1966, Manchones
Pentaglis spec. HARTENBERGER 1966, Can Llobateres

Material: Mand. sin. J, M_1–M_3
100 Einzelzähne

Diagnose: Vgl. BAUDELOT 1965, S. 760; DE BRUIJN 1966, I, S. 17

Ergänzungen zu den Beschreibungen von BAUDELOT und DE BRUIJN:

Die Grate der unteren Molaren sind wie bei *Muscardinus* zur Ebene der Kaufläche schräg nach vorn geneigt, d. h. der vordere Abhang der Grate ist wesentlich steiler und kürzer als der hintere (vgl. Abb. 88, 2). Am ersten Molaren ist diese Neigung am wenigsten stark ausgeprägt. An den oberen Molaren (Abb. 88, 1) weisen die Grate in die entgegengesetzte Richtung: Hier ist der hintere Abhang der Grate steiler und kürzer als der vordere. Ausserdem zeigen die Molaren von *Myoglis* oft eine Schmelzfältelung, und zwar die unteren Zähne eine stärkere an der hinteren Seite der Grate, die oberen eine stärkere an der Vorderseite.

Der untere Prämolar (vgl. Abb. 88, 2), der meines Wissens bisher noch nie beschrieben oder abgebildet wurde, besitzt einen nahezu runden Umriss mit einer schwachen Verschmälerung vorne. Verglichen mit Prämolaren anderer Gattungen, etwa *Muscardinus*, ist er im Verhältnis zum M_1 sehr gross und zeigt zwei gegen die Zahnkrone hin verwachsene Wurzeln. Er besitzt vier kräftige, nach hinten gebogene Hauptgrate, die von hinten nach vorn schnell an Länge abnehmen, so dass der letzte oft nur noch punktförmig ist. Die beiden hinteren Grate stehen meist isoliert, die beiden vorderen sind oft auf der Lingualseite miteinander verbunden. Akzessorische Grate sind nur selten und dann ganz schwach entwickelt.

[1] 1943 hat KRETZOI eine ähnliche Form als «*Pentaglis*» beschrieben auf Grund eines einzigen oberen Molaren. Dieses Stück existiert heute nicht mehr. Wie mir Herr Dr. FEIFAR aus Prag mitteilte, behauptet Herr Prof. KRETZOI heute, der Zahn sei von den später gefundenen, von den meisten Autoren als *Pentaglis* beschriebenen Formen stark verschieden gewesen. Beispielsweise seien die Grate zur Ebene der Kaufläche nicht nach hinten geneigt gewesen. Dieser Unterschied allein scheint mir schon eine gattungsmässige Abtrennung zu rechtfertigen, und deswegen gebrauche ich den Gattungsnamen, den Mme BAUDELOT vorgeschlagen hat.

Abb. 88 *Myoglis larteti* BAUDELOT von Anwil
1 P_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt): P_4: Al. 318, M_1: Al. 315, M_2: Al. 316, M_3 (invers): Al. 317
2 P_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt): P_4: Al. 314, M_1: Al. 311, M_2: Al. 312, M_3: Al. 313

25:1

Der untere Incisiv zeigt eine sehr flache Innenseite und ist – im Querschnitt gesehen – auf der Aussenseite stark gekrümmt, ähnlich dem Buchstaben D.

Zwischen *Myoglis larteti* von Sansan und der Form von Anwil lassen sich kaum Unterschiede finden, weder in der Grösse noch in morphologischen Einzelheiten. Eventuell besitzt die Form aus Sansan einen grösseren M_3 sup.; jedenfalls figurieren unter dem Basler Material von Sansan Stücke, welche die entsprechenden Zähne von Anwil um einiges an Grösse übertreffen. Anderseits gibt es auch von Sansan kleinere Stücke; im Durchschnitt jedoch scheinen die grossen zu überwiegen. Das geringe Material erlaubt in dieser Beziehung vorläufig keine sicheren Aussagen.

Ebenfalls wegen des zu geringen Materials lässt sich *Myoglis* von Can Llobateres nur bedingt mit demjenigen von Anwil vergleichen. Die wenigen Einzelzähne, die mir von dieser spanischen Fundstelle zur Verfügung stehen, stimmen jedenfalls sehr gut mit dem Material von Sansan und Anwil überein.

Stratigraphische Verteilung von *M. larteti:*

Bereits im Niveau von Vieux Collonges ist eine *M. larteti* sehr ähnliche Form nachgewiesen. Ausserdem kennt man die Art aus Sansan und Manchones (etwa gleichalterig mit letzterer Fundstelle). Herr Dr. Fejfar hat die Form neuerdings auch in Neudorf a.d.March gefunden. Dass die Art auch im Pontien von Can Llobateres in sozusagen gleicher Ausbildung noch existiert, zeigt einmal mehr, wie konservativ Gliriden im jüngeren Tertiär sein können.

FAMILIE CRICETIDAE Stehlin & Schaub 1951

Die Cricetiden stellen in Anwil mit 2085 Einzelzähnen mit Abstand die individuenreichste Familie der Fauna dar. Diese Einzelzähne verteilen sich recht unterschiedlich auf 6 Gattungen mit insgesamt 10 Arten (vgl. Abb. 89). Eine derart grosse Artenzahl ist ganz aussergewöhnlich und wird meines Wissens nur von den Cricetiden-Faunen von La Grive und Vieux Collonges erreicht. Bekanntlich handelt es sich jedoch bei diesen beiden französischen Fundstellen um Spaltenfüllungen, und zumindest von La Grive steht fest, dass die Spalten verschiedenen Alters sind.

Der Artenreichtum in Anwil mag nicht zuletzt damit zusammenhängen, dass für die Untersuchung sehr grosse Mengen Sediment gewaschen und verarbeitet wurden (im ganzen vielleicht etwa 10 Tonnen). Möglicherweise ergäben sich auch an anderen Fundstellen bei einem derartigen Aufwand ähnlich grosse Cricetiden-Faunen.

UNTERFAMILIE CRICETODONTINAE Stehlin & Schaub 1951

Die *Cricetodontinae* sind bei einer Faunenbeschreibung insofern von grosser Bedeutung, als sie von sämtlichen Säugetieren des jüngeren Tertiärs wohl die genaueste stratigraphische Einstufung einer Fundstelle erlauben. Aus folgenden Gründen sind sie für die Stratigraphie besonders gut brauchbar:

1. Sie kommen praktisch an jeder jung-tertiären Fundstelle vor.
2. Sie haben offenbar im jüngeren Tertiär eine derart schnelle Entwicklung durchgemacht, dass auch altersmässig nur geringfügig verschiedene Formen Unterschiede in der Morphologie und der Grösse der Zähne aufweisen.
3. Die *Cricetodontinae* sind so genau untersucht und bekannt wie kaum eine andere Gruppe des Jungtertiärs (hauptsächlich durch die Arbeiten von Schaub, Fahlbusch und Freudenthal).

Aus den genannten Gründen wird in dieser Arbeit auf die Unterfamilie der *Cricetodontinae* mehr Gewicht gelegt als auf in dieser Beziehung weniger dankbare Gruppen.

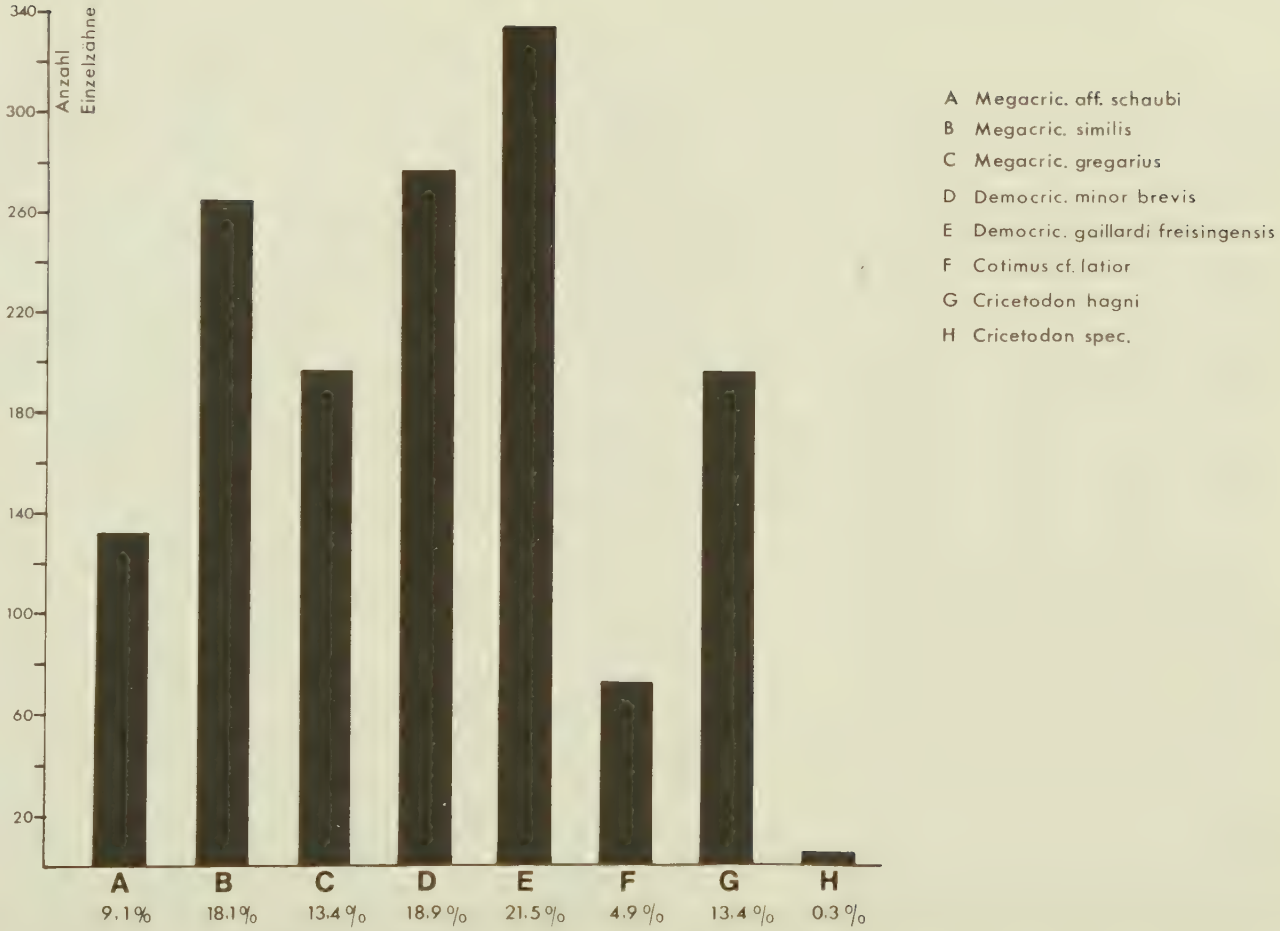


Abb. 89 Prozentuale Verteilung der Anwiler Cricetodontiden-Molaren auf die einzelnen Arten.

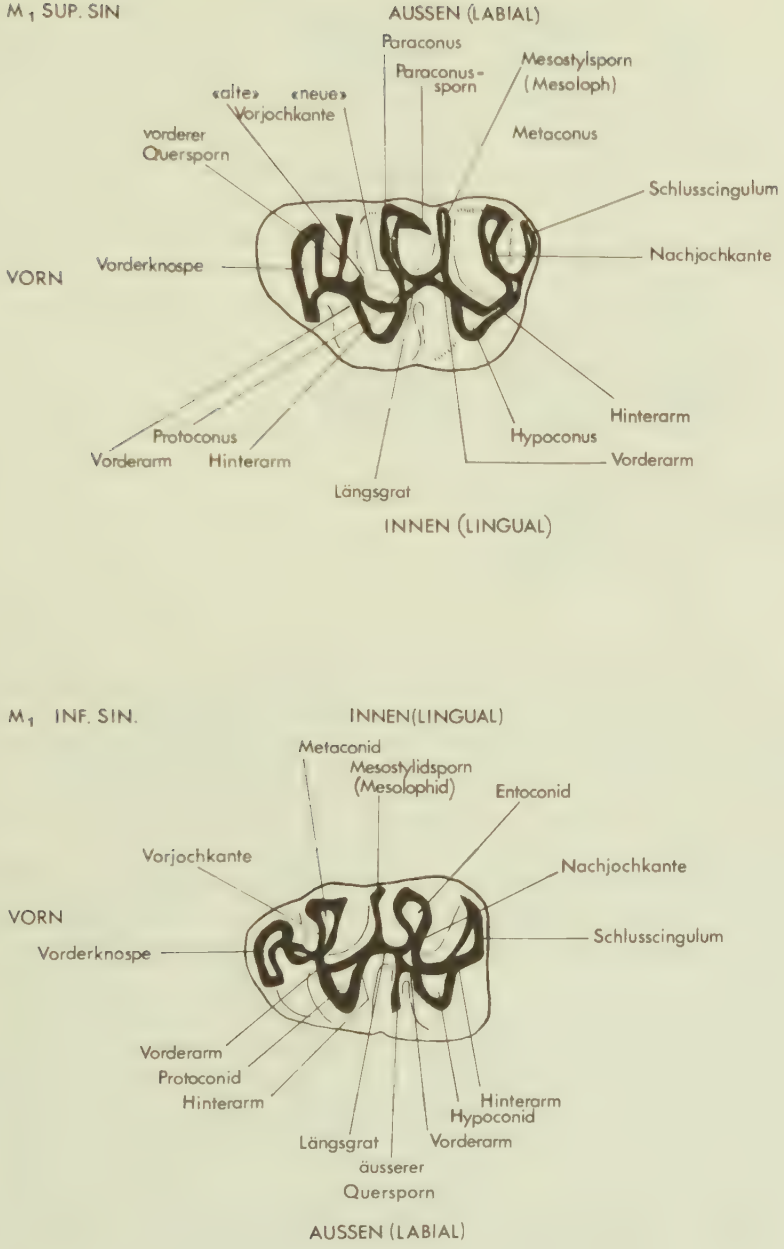


Abb. 90 Bezeichnung der einzelnen Teile der Cricetodontiden-Molaren.

GENUS MEGACRICETODON Fahlbusch 1964

In Anwil wurden drei Arten von *Megacricetodon* gefunden, die sich – besonders die beiden kleinern – morphologisch nur geringfügig unterscheiden. Grössenmässig lassen sich die drei Arten jedoch sehr gut trennen, und es bereitet, mit Ausnahme der dritten Molaren, keine Schwierigkeit, Einzelzähne zuzuordnen. Dass es sich trotz der geringen morphologischen Unterschiede um drei selbständige Arten handeln muss, zeigt ein Blick auf die Diagramme 39 und 40 (im Anhang), wo sich für *Megacricetodon* drei deutlich getrennte Konzentrationen ergeben, die sich weder berühren noch überschneiden.

MEGACRICETODON AFF. SCHAUBI[1] Fahlbusch 1964

Synonyme: *Cricetodon minor* Lartet 1851
Cricetodon pygmaeum Fraas 1870
Material: Mand. sin. J, M_1–M_2
160 Einzelzähne

Beschreibung[2]:

M_1 inf.: Die Vorderknospe ist nie geteilt (von 25 M_1 inf. alle mit ungeteilter Vorderknospe). In einigen Fällen (5 Zähne) ist ein kleiner, labialwärts gerichteter vorderer Quersporn zu erkennen (vgl. Abb. 91, 3, Al. 327), besonders dann, wenn der Protoconid-Vorderarm stark labial in die Vorderknospe mündet. Der Mesostylidsporn des M_1 inf. ist meist halblang, kann aber manchmal bis zum Zahnrand reichen.

M_1 sup.: Die Vorderknospe ist unterschiedlich stark geteilt. Häufig geht vom Protoconus-Vorderarm ein Quersporn, der aussieht wie eine «alte» Vorjochkante (Schaub), zum Paraconus. Er kann aber auch am Paraconus vorbeiziehen und frei in der Synklinale zwischen Vorderknospe und Paraconus endigen.

Bei manchen M_1 sup. erhebt sich aus dem Cingulum der Innenbucht eine kräftige Knospe, von der in einem Fall (vgl. Abb. 91, 2, Al. 338) ein starker Sporn durch die Innenbucht zum Längsgrat zieht.

[1] Zur Zeit ist eine heftige Diskussion um die Namengebung dieser Art im Gang, zu der sich bis jetzt M. Freudenthal, V. Fahlbusch und P. Mein geäussert haben. Da die «International Commission on Zoological Nomenclature» noch für keinen Namen entschieden hat, gebrauche ich den Namen, den Fahlbusch vorschlägt, da ich mich auch in anderen Teilen dieser Arbeit für die Nomenklatur dieses Autors entschieden habe.

[2] Bezeichnungen der einzelnen Teile der Cricetodontiden-Molaren vgl. Abb. 90.

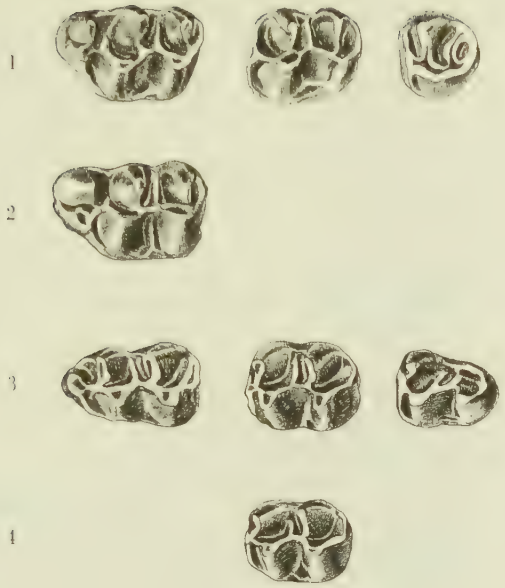


Abb. 91 *Megacricetodon aff. schaubi* FAHLBUSCH von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 337, M_2: Al. 339, M_3: Al. 340
2 M_1 sup. sin., Al. 338
3 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 327, M_2: Al. 329, M_3: Al. 330
4 M_2 inf. sin., Al. 328 15:1

M_2 sup.: Am M_2 sind in der Mehrzahl der Fälle die «alte» und die «neue» Vorjochkante vorhanden. Bei den meisten Zähnen ist ein deutlicher Paraconussporn zu beobachten.

Aus folgenden Gründen stelle ich die kleinste Cricetidenart von Anwil nur mit Vorbehalt, als *M. aff. schaubi*, zu der Typusart *M. schaubi* von Sansan:

1. Geringfügige morphologische Unterschiede, die meiner Meinung jedoch nicht für eine spezielle Trennung ausreichen, sind vorhanden. Da die Form von Sansan mit Sicherheit älter ist und ich den Begriff der Unterart für die horizontale Unterteilung (d. h. für geographische Rassen) reservieren möchte, sehe ich von der Schaffung einer neuen Unterart für die kleinste Form von Anwil ab.
2. Die Anwiler Zähne sind im Durchschnitt wesentlich kleiner als jene von Sansan (vgl. Diagramme 31 und 32).

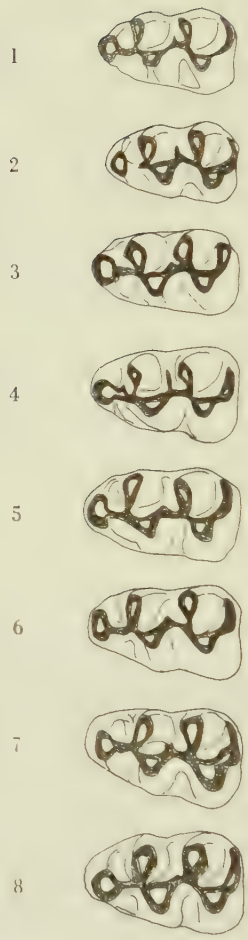


Abb. 92 Vergleich der vordersten Molaren der linken Mandibelhälfte verschiedener kleinster Formen von *Megacricetodon:*
1 *M. aff. schaubi* von Anwil, Al. 319
2 *M. aff. schaubi* von Giggenhausen (Bayern), Sammlung München 1952, XIV, 232 (invers)
3 *M. aff. schaubi* von Can Llobateres, C. Ll. 16
4 *M. schaubi* von Sansan, Holotypus, Ss. 1235
5 *M. schaubi* von La Grive, G A. 257
6 *M. schaubi* von Schwamendingen (ZH), O. S. M. 192 (invers)
7 *M. schaubi* von Rümikon (ZH), O. S. M. 404 (invers)
8 *M. collongensis* (Mein) von Vieux Collonges, V. C. 245 15:1

M. aff. schaubi aus der bayrischen Molasse (vgl. Abb. 92, 2 und 93, 2)

Neben Anwil sind aus Bayern zwei Fundstellen bekannt, an welchen zwei kleine Formen von *Megacricetodon* nebeneinander auftreten: Giggenhausen und Markt[1]. Grössenmässig entsprechen von sämtlichen mir bekannten Fundstellen die Zähne der beiden bayrischen am besten denjenigen von Anwil. Jedoch ist wider Erwarten – wie die Diagramme 31 und 32 zeigen – die Grössenvariation in Anwil bedeutender als bei dem

[1] Von Nombrevilla (Calatayud-Teruel-Bassin, Prov. Zaragoza, Spanien), einer mit Giggenhausen ungefähr gleichalterigen Fundstelle, hat Freudenthal 1968 ebenfalls zwei kleine *Megacricetodon*-Arten beschrieben: *M. similis* und *M. debruijni.*

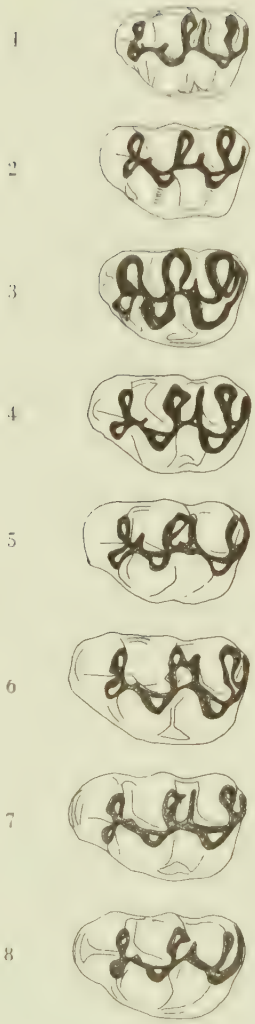


Abb. 93 Vergleich der vordersten Molaren der linken Oberkieferhälfte verschiedener kleinster Formen von *Megacricetodon:*
1 *M. aff. schaubi* von Anwil, Al. 324
2 *M. aff. schaubi* von Giggenhausen (Bayern), Sammlung München 1952. XIV. 248
3 *M. aff. schaubi* von Can Llobateres. C. Ll. 17
4 *M. schaubi* von Sansan, Ss. 658
5 *M. schaubi* von Rümikon (ZH), O. S. M. 405 (invers)
6 *M. schaubi* von Schwamendingen (ZH), O. S. M. 191 (invers)
7 *M. schaubi* von Zeglingen (BL), O. S. M. 1161
8 *M. schaubi* von Rotmonten (SG), O.S.M. 1270 (invers) 15:1

Material aus Bayern, das von mehreren und zudem altersmässig verschiedenen Fundstellen stammt! Für dieses Faktum mag z. T. das grössere Material von Anwil verantwortlich sein.

Im Gegensatz zu Anwil, wo von 25 M_1 inf. 5 einen labialen vorderen Quersporn besitzen (vgl. oben), tritt ein solcher Sporn bei den bisher bekannten Zähnen aus Bayern nie auf. Dagegen ist der vordere Quersporn am M_1 sup. in der gleichen Weise entwickelt wie in Anwil, d. h. er geht manchmal bloss bis zum Paraconus, gelegentlich endigt er auch frei in der Synklinale zwischen Vorderknospe und Paraconus (vgl. Abb. 91, 1).

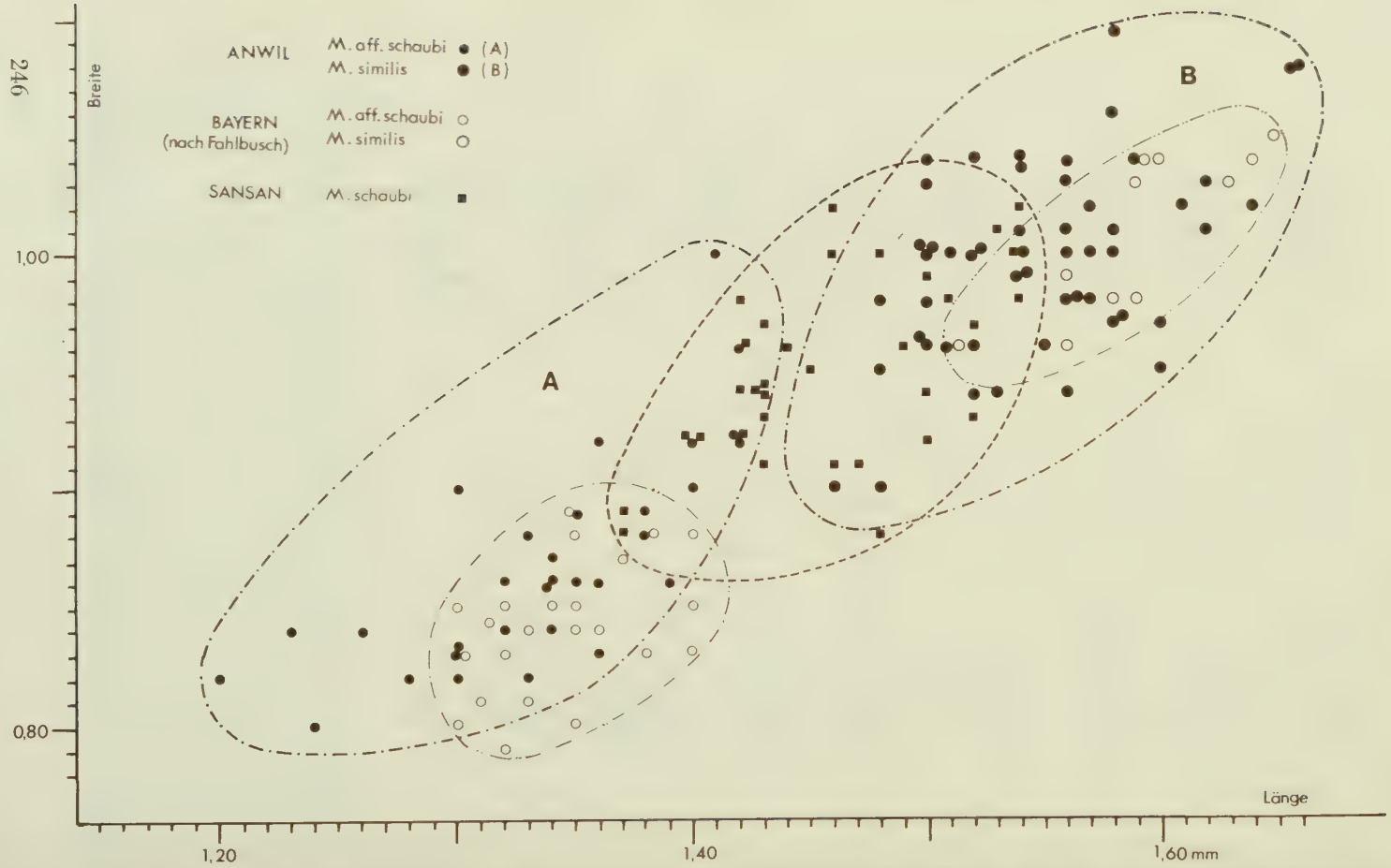


Diagramm 31 M_1 sup. von *Megacricetodon aff. schaubi* FAHLBUSCH und *M. similis* FAHLBUSCH von Anwil und bayrischen Fundstellen

«Alte» und «neue» Vorjochkante kommen am M_2 sup. bei der deutschen Form nur selten zusammen vor, während in Anwil eine einfache Vorjochkante seltener ist (von 34 M_2 sup. 22 mit beiden, 12 mit einfacher Vorjochkante).

M. schaubi aus Sansan

Wie bereits erwähnt ist *M. schaubi* von Sansan grösser als *M. aff. schaubi* von Anwil und steht grössenmässig zwischen *M. aff. schaubi* und *M. similis* (vgl. Diagramme 31 und 32). Ausserdem sind besonders die M_1 sup. von Anwil im allgemeinen kürzer und gedrungener als diejenigen von Sansan (vgl. Abb. 93, 4). Ein vorderer Quersporn ist am M_1 sup. von Sansan weniger oft entwickelt (nur an 11 von 35 Zähnen) als in Anwil (an 17 von 25) und wenn vorhanden, reicht er in Sansan, soweit ich gesehen habe, in keinem Fall weiter als bis zum Paraconus. Bei den M_2 sup. überwiegen wie in Anwil die Exemplare mit beiden Vorjochkanten (19:6). Am M_1 inf. von Sansan ist ganz selten auch ein schwacher labialer Quersporn zu erkennen.

MEGACRICETODON SIMILIS Fahlbusch 1964

Material: Mand. sin. J, M_1–M_3
Mand. dex. M_1–M_3
333 Einzelzähne

Artdiagnose: Vgl. Fahlbusch 1964, S. 69.

Beschreibung:

Der bedeutendste Unterschied zur vorgenannten Form (*M. aff. schaubi*) liegt in der Grössendifferenz (vgl. Diagramme 31, 32, 39 und 40).

M_1 inf.: Die Vorderknospe ist meist, wenn auch manchmal nur schwach, geteilt. Sehr häufig ist ein labialwärts gerichteter vorderer Quersporn vorhanden (vgl. Abb. 96, 1 und 2); seltener zieht sich ein Quersporn nach lingual. Der Mesostylidsporn ist sehr variabel: Er kann fast bis zum lingualen Zahnrand reichen oder überhaupt fehlen. Auch bei dieser Form tritt manchmal ein Sporn in der Aussenbucht auf (vgl. Abb. 96, 1 und 2).

M_1sup.: Häufig ist ein labialwärts gerichteter vorderer Quersporn zu beobachten (vgl. Abb. 94, 1, Al. 341). Der Paraconussporn tritt meist nicht mit dem Mesostylsporn in Verbindung; er ist oft nur schwach ausgebildet und kann auch ganz fehlen. Der Mesostylsporn ist in der Regel lang, oft reicht er bis zum Zahnrand.

M_2 sup.: Der Paraconussporn ist stärker ausgebildet als am M_1 sup. und tritt fast immer mit dem Mesostylsporn in Verbindung.

Unterschiede zur bayrischen Form (von Giggenhausen und Marktl, vgl. Abb. 95, 2 und 96,3).

M_1 inf.: Die Vorderknospe ist bei *M. similis* aus Bayern meist ungeteilt, nur «bei frischen Zähnen ist an der Spitze gelegentlich eine schwache Teilung angedeutet» (Fahlbusch 1964, S. 71). Bei den entsprechenden Zähnen von Anwil jedoch ist die Vorderknospe manchmal sehr deutlich geteilt (vgl. Abb. 94, 2, Al. 331). Der bei den Anwiler Stücken

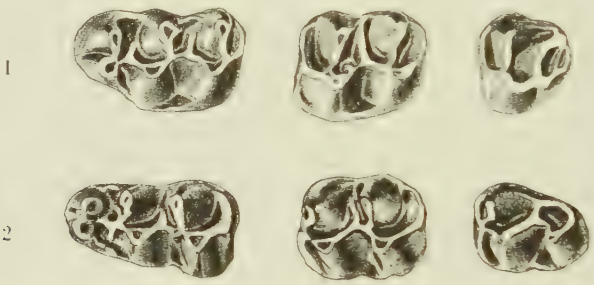


Abb. 94 *Megacricetodon similis* Fahlbusch von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 341, M_2: Al. 342, M_3: Al. 343
2 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 331, M_3: Al. 332, M_3: Al. 333
15:1

sehr häufige, labialwärts gerichtete vordere Quersporn ist bei den Zähnen von Giggenhausen und Marktl lediglich andeutungsweise vorhanden. Einen vorderen Quersporn, der nach lingual zieht, wie ihn einige Anwiler Stücke zeigen, scheint es bei *M. similis* aus Bayern nicht zu geben. Soweit man aus dem kleinen Material aus Bayern überhaupt schliessen kann, scheint der Mesostylidsporn in den meisten Fällen sehr kurz zu sein; beim Anwiler M_1 inf. ist seine Länge sehr variabel: Er kann fast bis zum Zahnrand reichen oder ganz fehlen. Quersporne in der Aussenbucht, wie sie einige Anwiler Zähne zeigen, sind an bayrischen Stücken nicht beobachtet worden.

M_1 sup.: Nach Fahlbusch fehlt der rückwärtige Paraconussporn an den Zähnen aus Bayern nie und verbindet sich nicht selten mit dem Mesoloph. Bei den Anwiler Zähnen dagegen kann der Paraconussporn ganz fehlen und nur selten (bei 12 von 55 Zähnen) tritt er mit dem Mesoloph in Verbindung.

Trotz dieser Unterschiede zu den bayrischen Zähnen ordne ich die zweitkleinste Cricetidenform von Anwil der Spezies *M. similis* zu; sind doch die meisten Unterschiede nicht grundsätzlicher Art, sondern

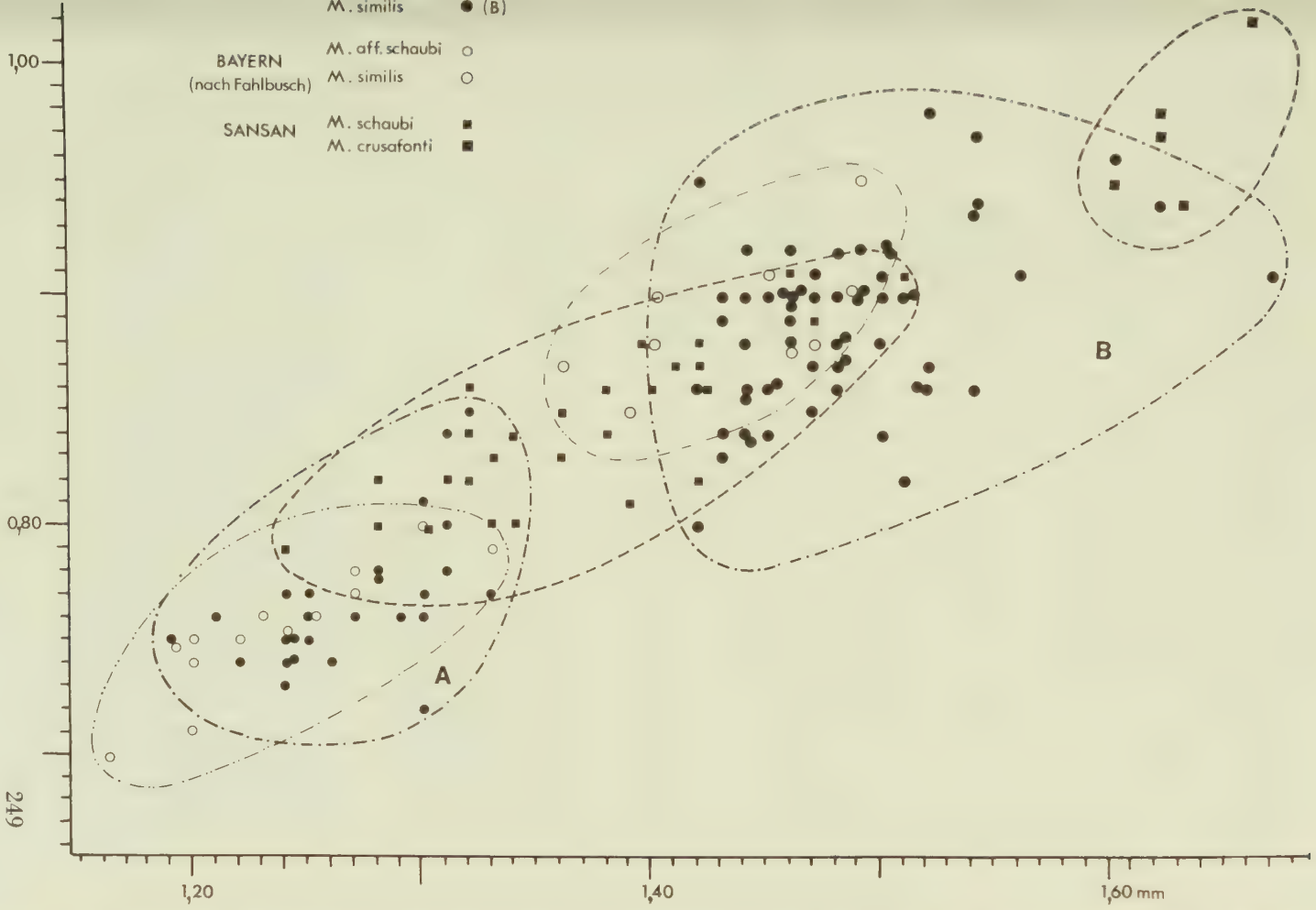


Diagramm 32 M_1 inf. von *M. aff. schaubi* FAHLBUSCH und *M. similis* FAHLBUSCH von Anwil und bayrischen Fundstellen im Vergleich mit *M. schaubi* und *M. crusafonti* (FREUDENTHAL) aus Sansan.

äussern sich vor allem in der mengenmässigen Verteilung eines Merkmals innerhalb der Population. Dabei ist auch die geringe Stückzahl des Materials, nach dem die Art *M. similis* beschrieben wurde, zu beachten (42 Zähne). Ganz allgemein weist auch diese Form von Anwil genau wie

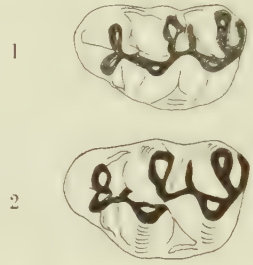


Abb. 95 *Megacricetodon similis*, M_1 sup. sin. von:
1 Anwil, Al. 325
2 Giggenhausen, Sammlung München 1952, XIV, 241 15:1

Abb. 96 *Megacricetodon similis*, M_1 inf. sin.
1 von Anwil, Al. 320
2 von Anwil, Al. 321 (invers)
3 von Giggenhausen, Sammlung München 1952, XIV, 204 (invers) 15:1

die vorhergehende eine wesentlich grössere Variabilität auf als die bayrische, sowohl in morphologischen Merkmalen wie in der Grösse. Dies mag zunächst überraschen, stammt doch auch in diesem Fall das bayrische Material von zwei altersmässig verschiedenen Fundstellen. Zieht man jedoch die unterschiedliche Grösse des Materials in Betracht – 333 Einzelzähne von Anwil, 42 von Giggenhausen und Marktl –, so lässt sich vermuten, dass bei einer gleich grossen Anzahl Zähne die Variationsbreite der bayrischen Form diejenige der Anwiler mindestens erreichte, wenn nicht überträfe.

Genau wie bei der vorhergehenden Art hat mich nicht zuletzt die Tatsache, dass von den beiden bayrischen Fundstellen zwei kleine *Megacricetodon*-Arten bekannt sind, veranlasst, die beiden Anwiler Formen, die grössenmässig wie morphologisch sehr gut mit den beiden deutschen übereinstimmen, mit diesen in die gleiche Art zu stellen. Von sämtlichen anderen obermiozänen Fundstellen nämlich wie Sansan, La Grive, Rümikon, Schwamendingen, Zeglingen (vgl. Abb. 92 und 93), ist nur eine einzige kleine Form von *Megacricetodon* - *M. schaubi* - bekannt[1].

MEGACRICETODON GREGARIUS (SCHAUB 1925)

Material: 11 Kieferfragmente
267 Einzelzähne

Die dritte und grösste Art der Gattung *Megacricetodon* ordne ich *M. gregarius* zu, da sie in den Dimensionen (vgl. Diagramm 33) und der Morphologie, abgesehen von einigen geringfügigen Abweichungen, sehr gut mit der Typusform von La Grive übereinstimmt (vgl. Abb. 98, 4 und 99, 3 und 4).

Diagnose: Vgl. SCHAUB 1925, S. 21.

In der folgenden Beschreibung beschränke ich mich auf Merkmale, in denen die Anwiler Zähne (vgl. Abb. 97) von denjenigen aus La Grive abweichen.

M_1 inf.: Wie bei der Form aus La Grive gibt es auch in Anwil Zähne mit einfacher und solche mit gefurchter Vorderknospe. Jedoch überwiegen in Anwil die Zähne mit einfacher Vorderknospe, im Gegensatz zu La Grive, wo nach SCHAUB $^2/_3$ der Vorderknospen gefurcht oder geteilt sind. Ausserdem ist bei keinem Zahn von Anwil die Vorderknospe so stark zweigeteilt wie etwa beim Typusexemplar von La Grive (G. A. 79, Abb. 99, 3). Bloss bei einem Zahn von Anwil (Al. 323, Abb. 99, 2) kann man von einer «geteilten» Vorderknospe sprechen.

M_1 sup.: Der Paraconussporn tritt häufig mit dem Mesoloph in Verbindung (an 26 von 36 Exemplaren). In La Grive dagegen konnte ich unter 36 M_1 sup. keinen einzigen finden, dessen Paraconussporn den Mesoloph erreicht hätte. Das akzessorische Würzelchen zwischen den beiden Aussenwurzeln ist bei den M_1 sup. aus Anwil ebenfalls entwickelt, jedoch schwächer, soweit sich aus dem Anwiler Material, bei dem die Wurzeln meist sehr schlecht erhalten sind, urteilen lässt.

[1] Vgl. Fussnote S. 244.

M_2 sup.: An diesem Zahn vereinigt sich der Paraconussporn bei der Anwiler Form ebenfalls viel häufiger mit dem Mesoloph als bei der Form aus La Grive:

Anwil: Von 50 M_2 sup. erreicht der Paraconussporn bei 34 den Mesoloph.

La Grive: Von 21 M_2 sup. erreicht der Paraconussporn bei nur 3 Exemplaren den Mesoloph.

Bei den Zähnen von La Grive biegt der Paraconussporn oft nach labial ab und verläuft zum Zahnrand, ohne den Mesoloph zu berühren.

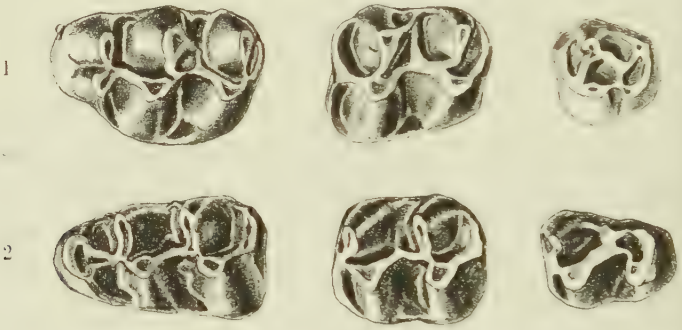


Abb. 97 *Megacricetodon gregarius* (Schaub) von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 344, M_2: Al. 345, M_3: Al. 346
2 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 334, M_2: Al. 335, M_3: Al. 336
15:1

Unterschiede zu *M.gregarius bavaricus* Fahlbusch (vgl. Abb. 98, 2 und 99, 9)

Die Anwiler *Gregarius*-Form, die in den Dimensionen sehr gut derjenigen aus La Grive entspricht, ist wesentlich grösser als die Unterart «bavaricus» aus Bayern. Wie aus Diagramm 33 ersichtlich, kommen die grössten Zähne von *bavaricus* gerade noch in den Variationsbereich der kleinsten von Anwil.

M_1 inf.: Die Vorderknospe der Anwiler Zähne ist meist rundlich, seltener jedoch auch breit, wie sie Fahlbusch als für die Unterart «*bavaricus*» charakteristisch beschreibt.

M_2 inf.: Die Aussenbucht weist bei den Zähnen von Anwil wie bei denjenigen aus La Grive im allgemeinen stärker nach hinten als bei *M.gregarius bavaricus*.

M_1 sup.: Bei der bayrischen Form erreicht der Paraconussporn genau wie bei der Form aus La Grive – nach Fahlbusch nur bei einem Exem-

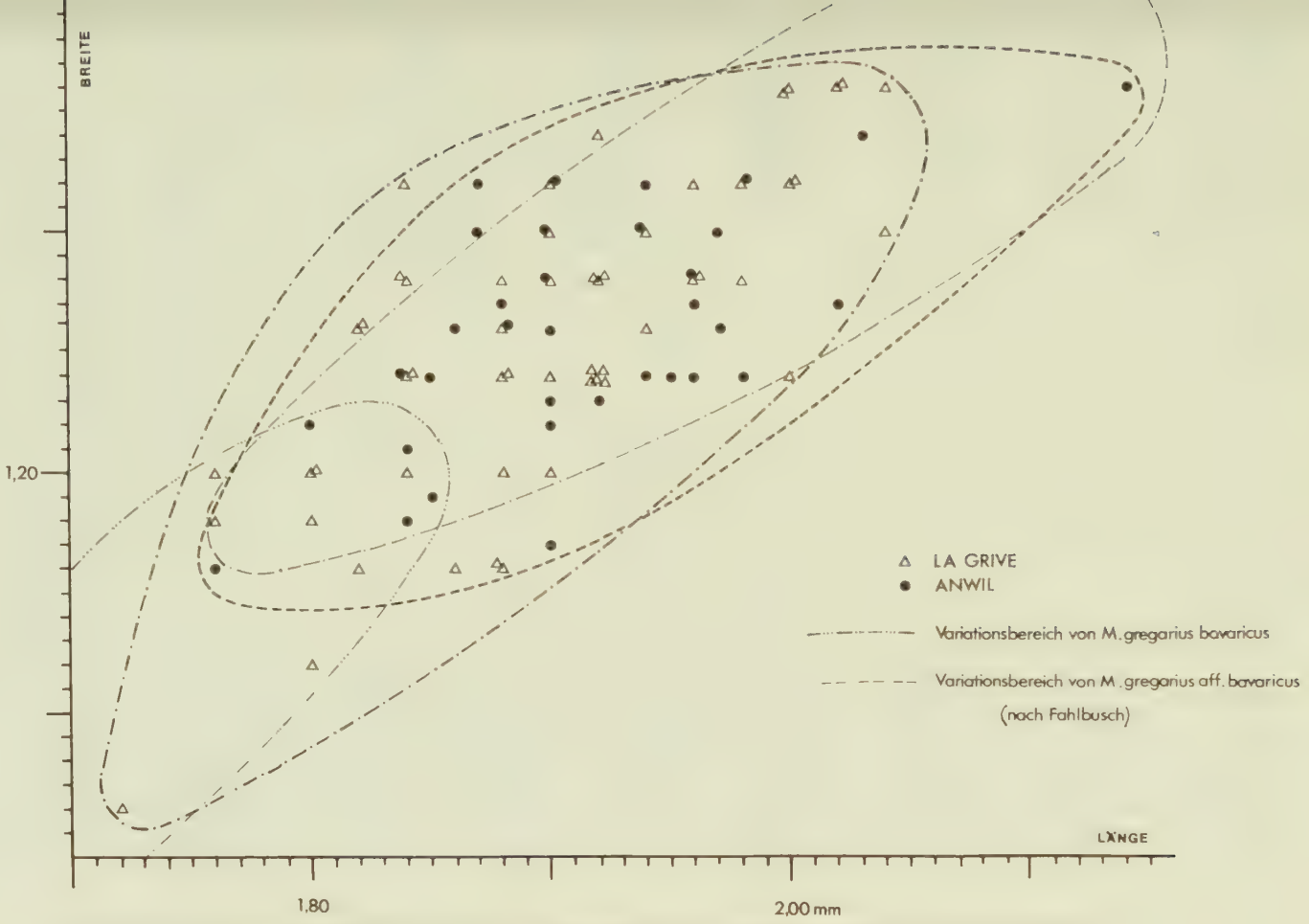


Diagramm 33 M_1 sup. verschiedener Formen von *Megacricetodon gregarius* (SCHAUB) im Grossenvergleich.

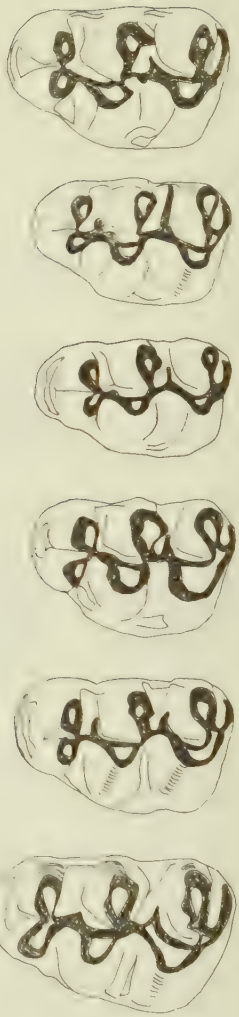


Abb. 98 Vergleich der vordersten Molaren der linken Oberkieferhälfte verschiedener grosser Formen von *Megacricetodon:*

1 *M. gregarius* von Anwil, Al. 326
2 *M. gregarius bavaricus* FAHLBUSCH von Langenmoosen (Bayern), Sammlung München 1951, XXVII, 128
3 *M. crusafonti* (FREUDENTHAL) von Sansan, Ss. 1274
4 *M. gregarius* von La Grive, G. A. 639
5 *M. gregarius* von Steinheim a. A., Sth. 475
6 *M. gregarius* von Vermes (BE), V. S. 122 15:1

plar den Mesoloph. Im Gegensatz dazu verbindet sich der Paraconussporn der Anwiler Zähne bei 26 von 36 Exemplaren mit dem Mesoloph.

M_2 sup.: An diesem Zahn scheint es bei der Unterart «*bavaricus*» ebenfalls eine Seltenheit zu sein, dass der Paraconussporn mit dem Mesoloph in Verbindung tritt, während es umgekehrt in Anwil seltener ist, dass er den Mesoloph nicht erreicht (nur bei 16 von 50 Zähnen).

FAHLBUSCH beschreibt unter dem Namen *M. gregarius aff. bavaricus* eine Form, die etwas jünger ist als die eigentliche Subspezies «*bavaricus*». Diese Zähne erreichen die Grösse derjenigen von La Grive, übertreffen

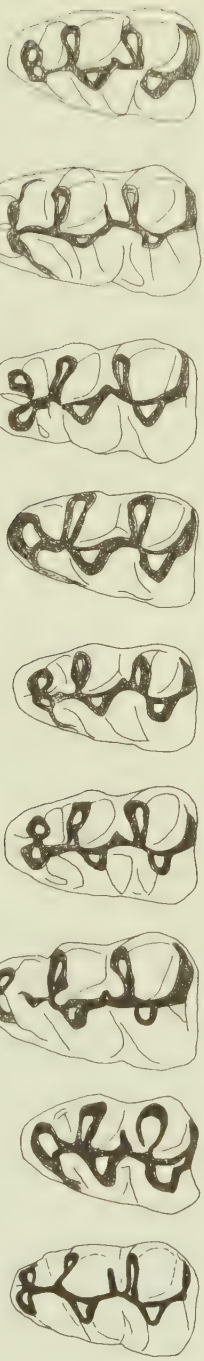


Abb. 99 Vergleich der vordersten Molaren der linken Unterkieferhälfte verschiedener grosser Formen von *Megacricetodon:*

1 *M. gregarius* von Anwil, Al. 322
2 *M. gregarius* von Anwil, Al. 323 (invers)
3 *M. gregarius* von La Grive, M_1 inf. der Typusmandibel, G. A. 79
4 *M. gregarius* von La Grive, G. A. 244
5 *M. crusafonti* von Sansan, Ss. 1271 (invers)
6 *M. gregarius* von Steinheim a. A., Sth. 469 (invers)
7 *M. gregarius* von Vermes (BE), V. S. 54
8 *M. gregarius* von Zeglingen (BL), O. S. M. 1175
9 *M. gregarius bavaricus* von Langenmoosen (Bayern), Sammlung München 1951, XXVII, 258

15:1

sie in einigen Fällen sogar (vgl. Diagramm 33). Sie weisen an den unteren Molaren, besonders am M_2, eine Aussenbucht auf, die stärker nach rückwärts gebogen ist als beim eigentlichen *bavaricus*. Damit nähern sie sich wieder mehr *M.gregarius gregarius*, für den diese Form der Aussenbucht typisch ist. Die angeführten Gründe, die gute Übereinstimmung in der Grösse und das Fehlen wesentlicher Unterschiede zur Subspezies «*gregarius*» scheinen mir eher für eine Zuordnung der betreffenden Zähne zu dieser Unterart *(Megacricetodon gregarius gregarius)* als zu *gregarius bavaricus* zu sprechen.

Die Unterschiede der Anwiler Form zu Fahlbuschs *M.gregarius aff. bavaricus* sind im wesentlichen die gleichen wie zu *gregarius bavaricus* und *gregarius gregarius* von La Grive: Der Paraconussporn erreicht auch bei dieser Form aus Bayern am M_1 sup. soweit bekannt nie den Mesoloph. Vom M_2 sup. sind zwar einige Stücke bekannt, an denen Paraconussporn und Mesoloph verbunden sind, aber diese Fälle sind bei weitem nicht so häufig wie in Anwil, wo die Zähne mit dieser Verbindung nahezu $^3/_4$ der Gesamtzahl ausmachen.

GENUS DEMOCRICETODON Fahlbusch 1964

Die Gattung Democricetodon hat Fahlbusch 1964 neu aufgestellt und die meisten obermiozänen Arten darin vereinigt. Später schloss sich Fahlbusch der Meinung Freudenthals an, der *Megacricetodon*, bisher als Untergattung von *Democricetodon* betrachtet, als eigene Gattung auffasste (vgl. unter *Megacricetodon*). Nachdem Fahlbusch 1965 Gelegenheit hatte, in Materialien von obermiozänen Cricetiden aus Nordamerika Einsicht zu nehmen, stellte er so überraschende Ähnlichkeiten mit dem amerikanischen Genus *Copemys* (Wood 1936) fest, dass er eine generische Vereinigung der beiden Gattungen für sinnvoll hielt. Deshalb hat er die europäische Gattung *Democricetodon* dem amerikanischen Genus *Copemys* als Untergattung einverleibt.

Ich hatte bis jetzt keine Gelegenheit, die amerikanischen Materialien zu sehen; jedoch ist gemäss den Abbildungen die Ähnlichkeit mit *Democricetodon* in der Tat verblüffend. Da indessen schon zwischen oligozänen Formen der beiden Kontinente überraschende Ähnlichkeiten bestehen (vgl. unter *Cotimus*), halte ich Parallelentwicklungen nicht für ausgeschlossen. Deswegen finde ich es zweckmässiger, bis sich eine eindeutige verwandtschaftliche Beziehung der beiden Formen erwiesen hat, den Namen «*Democricetodon*» für die europäische Gattung beizubehalten.

Von *Democricetodon* wurden in Anwil zwei verschiedene Arten gefunden. Mit 315 *(gaillardi)* und 277 *(minor brevis)* Einzelzähnen handelt es sich um die zwei individuenreichsten Arten der gesamten Cricetiden-Fauna Anwils. Verglichen mit den Genera *Megacricetodon* und *Cricetodon* bieten die beiden Arten von *Democricetodon* ein viel uneinheitlicheres Bild. In der Zahnmorphologie und bei *D.gaillardi* auch in der Grösse treten Variationen auf, denen nur noch diejenigen in der Gattung *Cotimus* gleichkommen.

Wie schon aus dem Diagramm 40 klar ersichtlich, unterscheiden sich die beiden Gattungen *Demo-* und *Megacricetodon* in den Proportionen der unteren Molaren sehr stark. Die M_1 inf. von *Democricetodon* sind bei gleicher Länge allgemein wesentlich breiter als jene von *Megacricetodon*. Bei den oberen Molaren dagegen (vgl. Diagramm 39) ist kaum ein Unterschied in den Zahnproportionen zwischen den beiden Gattungen zu erkennen.

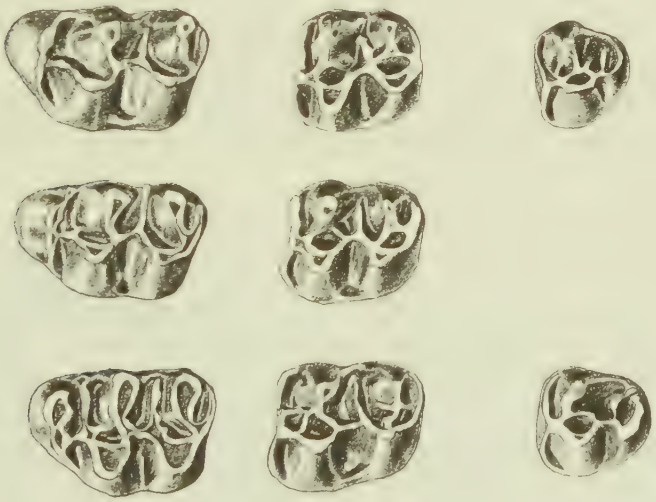


Abb. 100 *Democricetodon minor brevis* (SCHAUB) von Anwil
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 358, M_2: Al. 361, M_3: Al. 364
2 M_1 und M_2 sup. sin., M_1: Al. 359, M_2: Al. 362
3 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 360, M_2: Al. 363, M_3: Al. 365
15:1

DEMOCRICETODON MINOR BREVIS Schaub 1925

Synonym: *Cricetodon breve* Schaub 1925
Material: Max. sin. M_1–M_3
Max. dext. M_1–M_2
Max. dext. M_1
373 Einzelzähne

Diagnosen: Schaub 1925, S. 26.
Fahlbusch 1964, S. 31.

Die Zähne von Anwil entsprechen in Morphologie und Grösse recht gut denjenigen von La Grive (Typuslokalität der Unterart *minor brevis*) und Giggenhausen (vgl. Abb. 102, 1). Der M_1 sup. von Anwil zeigt fast immer den für diese Unterart charakteristischen vorderen Quersporn. In manchen Fällen zieht sich an den unteren Molaren ein oft sehr starker Quersporn in die Aussenbucht (vgl. Abb. 101). Der Mesostylidsporn an den unteren Molaren ist meist sehr lang. Die Variationen in den Dimensionen (vgl. Diagramm 34) sowie in morphologischen Merkmalen sind beträchtlich. So können Quersporne fehlen oder vorhanden sein. Die Form des Umrisses unterliegt beträchtlichen Schwankungen, ebenso die Gestalt der Vorderknospe am M_1 inf. sowie ihr Abstand vom Metaconid.

Vergleich mit *D. minor minor* von Sansan (vgl. Abb. 102, 2)

D. minor minor von Sansan wurde von Schaub 1925 mit der Form von La Grive zusammen als eine Art, *Cricetodon breve*, aufgefasst. Fahlbusch stellte 1964 die Formen von La Grive und Sansan in zwei verschiedene Unterarten. Die Anwiler Zähne unterscheiden sich von denjenigen aus Sansan in erster Linie durch den Besitz eines vorderen Quersporns an den ersten oberen Molaren. Dieser Quersporn kommt bei *D. minor minor* von Sansan zwar gelegentlich auch vor, aber seltener als bei *D. minor brevis* von Anwil: Von 57 M_1 sup. aus Sansan fand ich nur deren 7 mit einem Quersporn, während von 48 M_1 sup. aus Anwil 39 einen solchen aufweisen. Ähnliches ist über ein Merkmal zu sagen, das allgemein für die Art *D. gaillardi* als charakteristisch gilt: Der Quersporn in der Aussenbucht aller drei unteren Molaren (vgl. Abb. 101). Dieser Sporn ist bei *D. minor brevis* von Anwil fast ebenso häufig wie bei *D. gaillardi*, zeigen ihn doch 25 von 51 M_1 inf. An den Zähnen der Unterart von Sansan dagegen tritt dieser Aussensporn nur sehr selten auf: Unter

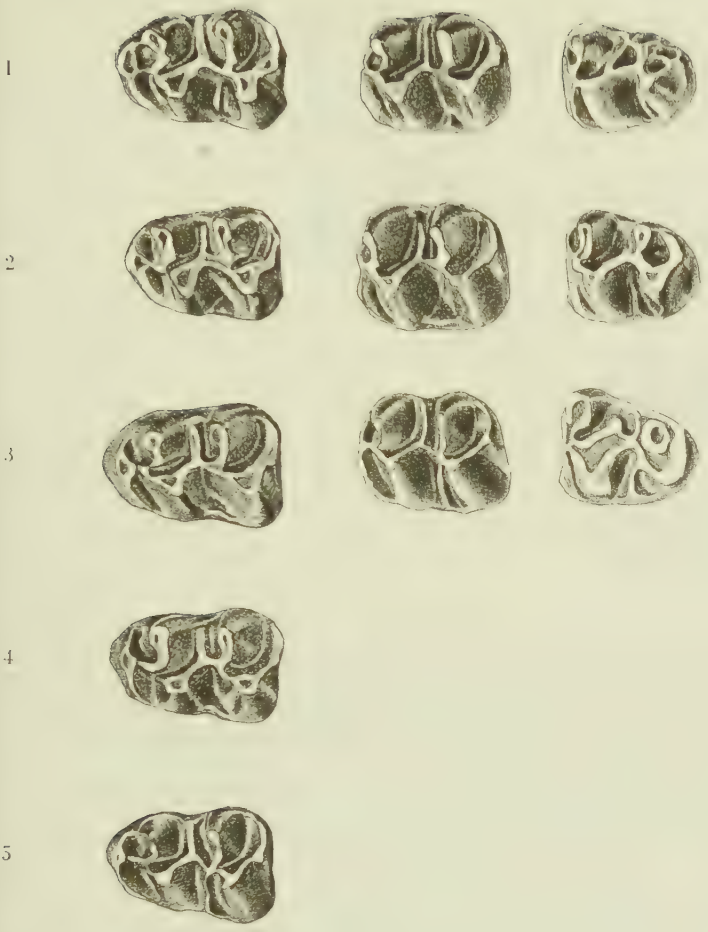


Abb. 101 *Democricetodon minor brevis* von Anwil.
1 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 347, M_2: Al. 352, M_3: Al. 355
2 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 348, M_2: Al. 353, M_3: Al. 356
3 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1 (invers): Al. 349, M_2: Al. 354, M_3: Al. 357
4 M_1 inf. sin. (invers): Al. 350
5 M_1 inf. sin.: Al. 351 15:1

32 M_1 inf. fand ich lediglich einen einzigen, der so etwas wie einen Aussensporn aufwies. Ein weiteres Merkmal, das die Anwiler Form von der Unterart *minor minor* unterscheidet, ist der längere Mesostylidsporn der unteren Molaren. Während sich von Sansan unter 30 M_1 inf. nur 7 fanden, bei welchen dieser Sporn bis zum Zahnrand reichte, waren es in Anwil von

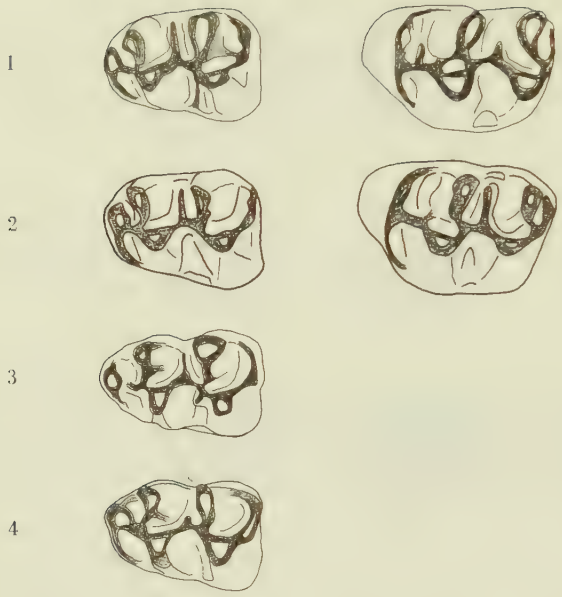


Abb. 102 Verschiedene Formen von *Democricetodon minor:*
1 *D. minor brevis* von Giggenhausen (Bayern), M_1 inf. und M_1 sup. sin., Sammlung München 1952, XIV, 234, und 1952, XIV, 196 (invers)
2 *D. minor minor* (LARTET) von Sansan, M_1 inf. und M_1 sup. sin., Ss. 6717 und Ss. 6718
3 *D. minor gracilis* FAHLBUSCH von Langenmoosen (Bayern), M_1 inf. sin., Sammlung München 1951, XXVII, 174
4 *D. minor gracilis* von Vermes (BE), M_1 inf. sin., Coll. B.ENGESSER. V 3 15:1

49 M_1 inf. deren 28. In der folgenden Tabelle sind die Zahlen dieses Vergleiches zwischen *D. minor brevis* von Anwil und *D. minor minor* von Sansan nochmals zusammengefasst:

Tabelle 4

		Anzahl Zähne	
		Anwil	Sansan
M_1 inf.	langer Mesostylidsporn (bis zum Zahnrand)	28	7
	kurzer Mesostylidsporn	21	23
	mit Aussensporn	25	1
	ohne Aussensporn	26	31
M_1 sup.	mit vorderem Quersporn	39	7
	ohne vorderen Quersporn	9	50

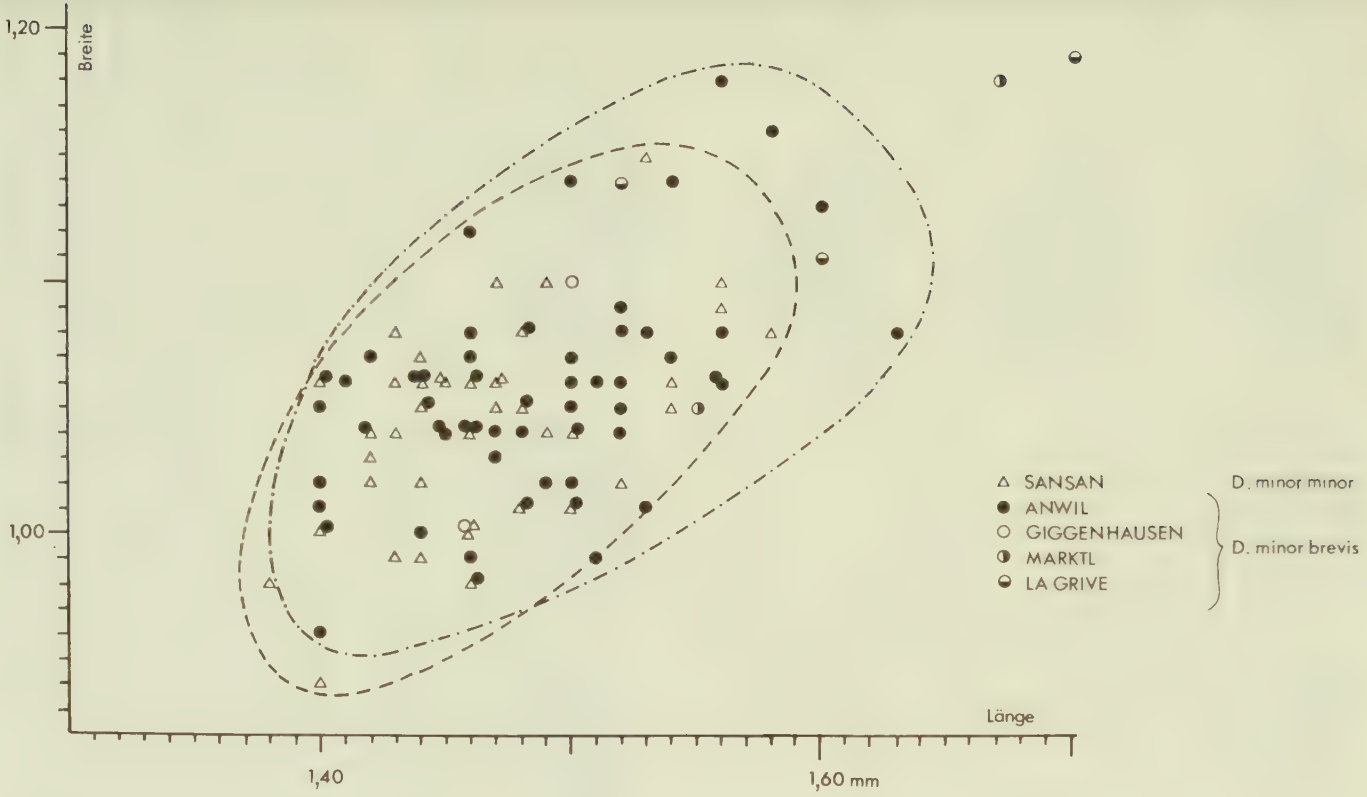


Diagramm 34 M_1 inf. verschiedener Formen von *Democricetodon minor* FAHLBUSCH im Grössenvergleich.

Die Ergebnisse des Vergleichs der Mesostylidsporne beider Formen stimmen sehr gut mit den Beobachtungen Fahlbuschs (1964, S. 122) überein, dass der Mesostylidsporn bei *Democricetodon* und *Megacricetodon* im Laufe des Obermiozäns an Länge zunimmt. Ebenso bestätigt sich bei diesem Vergleich Fahlbuschs Feststellung, dass ein vorderer Quersporn für die jüngeren Formen kennzeichnend ist. Demnach erweist sich also *D. minor brevis* von Anwil gegenüber *D. minor minor* von Sansan in mehreren Merkmalen als fortschrittlicher. Dies passt sehr gut in das Bild, das man auch aus Vergleichen von anderen Formen aus Sansan mit solchen von Anwil gewinnt (z. B. *Cricetodon*).

DEMOCRICETODON GAILLARDI FREISINGENSIS
Fahlbusch 1964

Material: Mand. sin. M_1–M_3
Mand. dext. M_1–M_3
477 Einzelzähne

Diagnose: Schaub 1925, S. 28.
Fahlbusch 1964, S. 45.

Democricetodon gaillardi stellt mit 477 Einzelzähnen die individuenreichste Cricetidenart von Anwil dar. Die unteren Molaren haben durchwegs einen langen Mesostylidsporn (vgl. Abb. 104) und zeigen in vielen Fällen den für diese Art charakteristischen Quersporn in der Aussenbucht (vgl. Schaub, S. 28). An den oberen Molaren ist fast immer ein sehr langer Mesostylsporn vorhanden, der bei 54 von 62 M_1 sup. den Zahnrand erreicht (vgl. Abb. 103). Besonders an den oberen Molaren ist häufig eine Fältelung des Zahnschmelzes zu beobachten.

Vergleich mit den Formen von Giggenhausen und Sansan (Abb. 105)

D. gaillardi von Anwil stimmt sehr gut mit der Form von Giggenhausen überein, für die Fahlbusch 1964 eine neue Unterart – *freisingensis* – aufgestellt hat (vgl. Abb. 105, 1). Meine Untersuchungen an wesentlich grösseren Materialien von Sansan (einigen hundert Einzelzähnen), als sie Fahlbusch zur Verfügung standen, haben ergeben, dass der grösste Teil der Unterschiede, die dieser Autor zwischen *gaillardi* von Sansan und *gaillardi freisingensis* angibt, sich bei einem grossen Material nicht bestätigt, also wohl auf die Spärlichkeit des Materials zurückzuführen ist. Dies trifft vor allem für die Grössenvariation von *gaillardi freisingensis*

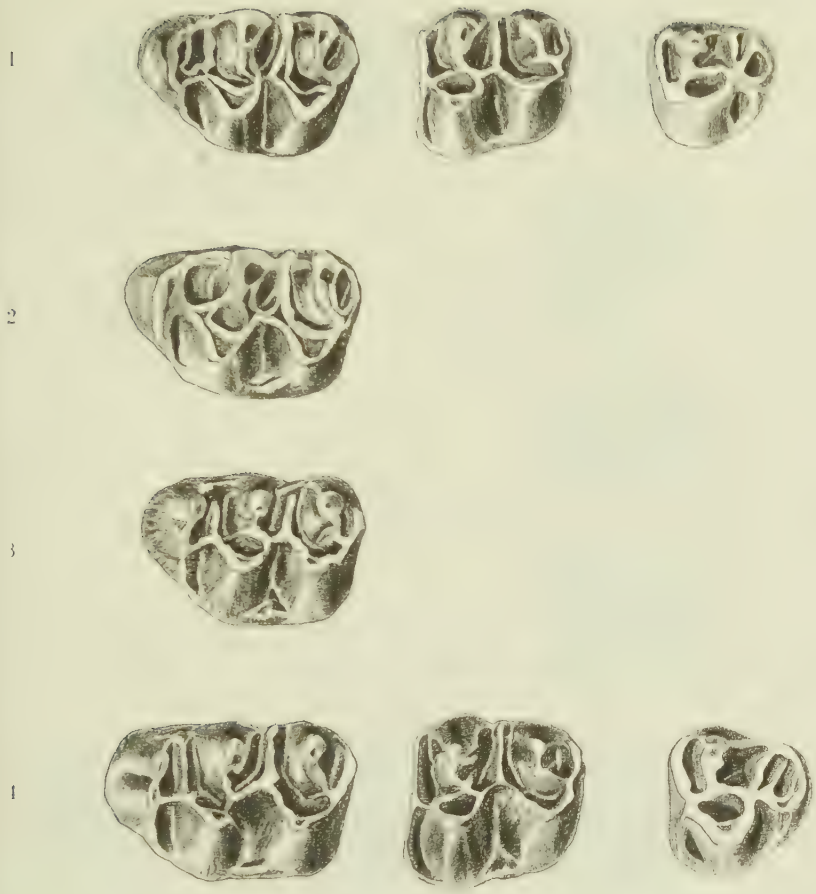


Abb. 103 *Democricetodon gaillardi freisingensis* Fahlbusch von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 375, M_2: Al. 379, M_3: Al. 381
2 M_1 sup. sin.: Al. 376
3 M_1 sup. sin.: Al. 377
4 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 378, M_2: Al. 380, M_3: Al. 382
15:1

zu, die nach Fahlbusch wesentlich grösser sein soll als diejenige der französischen Form. Die Untersuchung einer grossen Zahl von Einzelzähnen aus Sansan hat jedoch ergeben, dass die Variationsbreite der Zähne dieser Fundstelle sehr viel grösser ist, als sie Fahlbusch angibt (S. 50), ja sogar diejenige von Giggenhausen noch bei weitem übertrifft (vgl. Diagramm 35). Ein solches Verhältnis der Grössenvariationen der beiden Formen ist keineswegs erstaunlich, hatte Fahlbusch doch auch

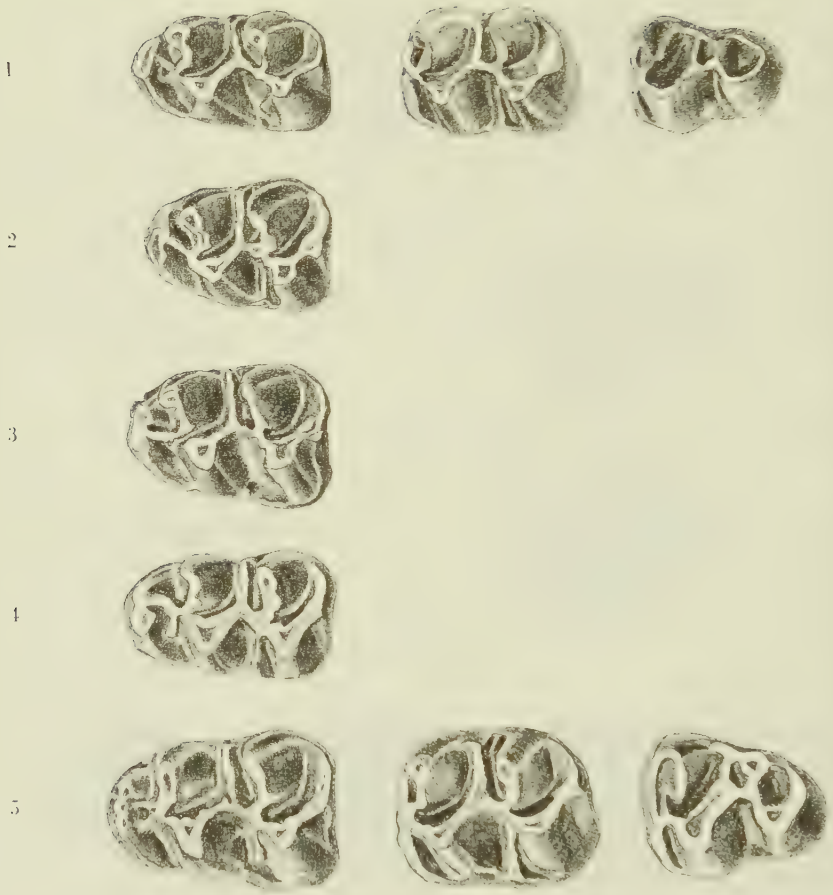


Abb. 104 *Democricetodon gaillardi freisingensis* von Anwil.
1 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 366, M_2: Al. 371, M_3: Al. 373
2 M_1 inf. sin.: Al. 367
3 M_1 inf. sin.: Al. 368
4 M_1 inf. sin.: Al. 369
5 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 370, M_2: Al. 372, M_3: Al. 374
15:1

von Giggenhausen nur eine relativ kleine Anzahl Zähne zur Verfügung. Bei einem ähnlich grossen Material dürfte die Variationsbreite der Form von Giggenhausen derjenigen von *D. gaillardi* aus Sansan durchaus gleichkommen.

Als weitere Merkmale, welche die beiden Unterarten unterscheiden, nennt Fahlbusch die Vorderknospen von M_1 inf. und M_1 sup., die bei *gaillardi freisingensis* durchwegs breiter seien und darüber hinaus beim

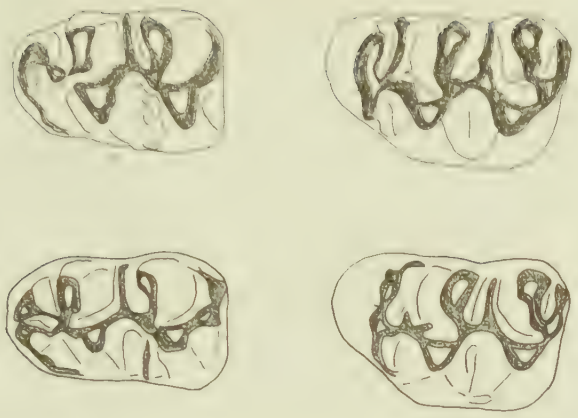
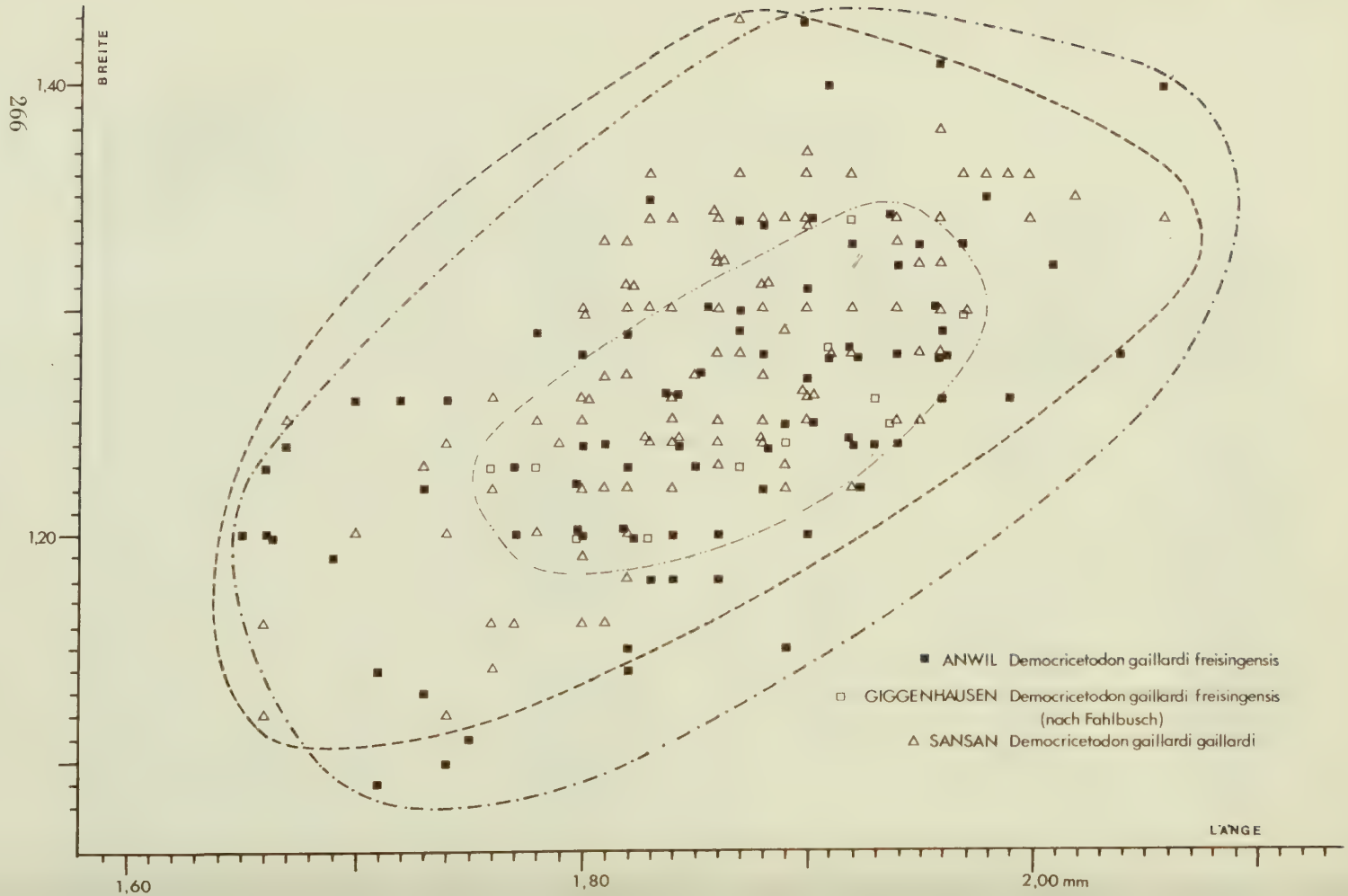


Abb. 105 1 *Democricetodon gaillardi freisingensis* von Giggenhausen, M_1 inf. und M_1 sup. sin., Sammlung München 1952, XIV, 3, und 1952, XIV, 87 (invers)
2 *Democricetodon gaillardi* (Schaub) von Sansan, M_1 inf. und M_1 sup. sin., Ss. 6719 und Ss. 6720 15:1

M_1 inf. am Hinterabhang eine stärkere Gliederung aufwiesen (S. 113). Bei der Durchsicht einer grösseren Anzahl erster Molaren von Sansan zeigt sich aber, dass auch diese Besonderheiten von *freisingensis* durchaus noch im Variationsbereich von *gaillardi* aus Sansan liegen.

Das einzige Merkmal schliesslich, worin sich die beiden Formen unterscheiden, ist der vordere Quersporn des ersten oberen Molaren, der bei den Giggenhausener Zähnen durchwegs bis zum Zahnrand zieht, bei den Zähnen aus Sansan jedoch meist kürzer ausgebildet ist. Die Anwiler Form stimmt auch in diesem letzteren Merkmal gut mit der Giggenhausener überein, denn von 62 M_1 sup. fanden sich nur 8, bei welchen der vordere Quersporn den Zahnrand nicht erreicht. Aus diesem Grund stelle ich *D.gaillardi* von Anwil mit Vorbehalt zu der Unterart *freisingensis*, die deswegen problematisch ist, weil sie sich, wie gezeigt, vom eigentlichen *gaillardi* aus Sansan nur sehr geringfügig unterscheidet. Ausserdem finde ich generell (wie schon andernorts erwähnt), dass die Unterart wenn möglich zur Unterteilung in der horizontalen Verbreitung (geographische Rassen) reserviert bleiben und nicht auch für die vertikale (stratigraphische) Unterteilung gebraucht werden sollte. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, die Form von Giggenhausen von jener aus Sansan abzuleiten, zumal gerade der vordere Quersporn am M_1 sup., wie auch Fahlbusch (S. 122) beobachtet hat, mit zunehmender stratigraphischer Höhe an Länge zunimmt.


BREITE
1,40
1,20
1,60
1,80
2,00 mm
L'ANGE
ANWIL Democricetodon gaillardi freisingensis
GIGGENHAUSEN Democricetodon gaillardi freisingensis
(nach Fahlbusch)
SANSAN Democricetodon gaillardi gaillardi

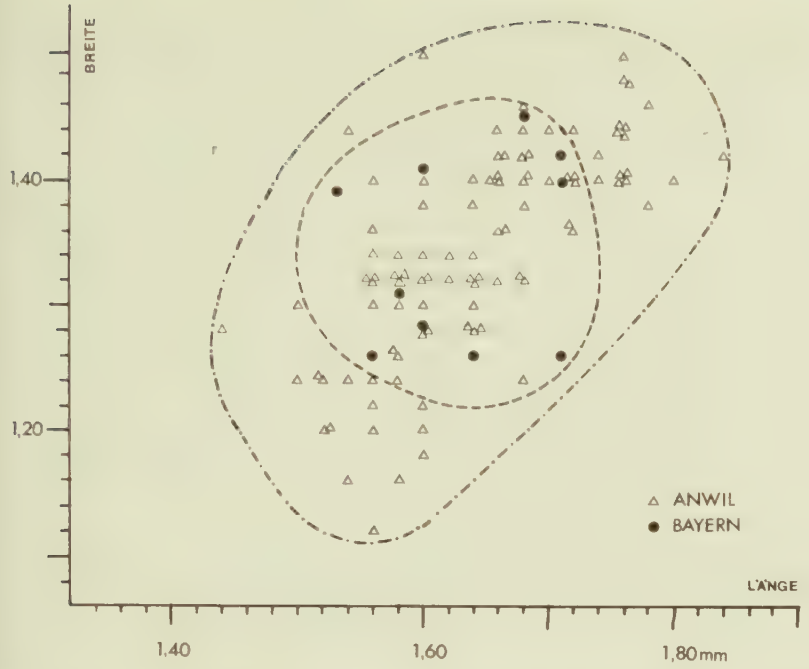


Diagramm 36 M_2 inf. von *D.gaillardi freisingensis* aus Anwil und Giggenhausen im Grössenvergleich.

Was meiner Meinung nach bei *D.gaillardi* von allen Fundstellen, von welchen man ein hinreichendes Material besitzt, auffällt, ist die grosse Variation in Morphologie und Grösse. Beim Anwiler Material glaubte ich lange Zeit, es mit zwei grössenmässig verschiedenen Formen zu tun zu haben, bis ich eine repräsentative Anzahl gemessen und die Masse in ein Koordinatensystem eingetragen hatte (vgl. Diagramme 39 und 40, im Anhang). Dabei ergab sich für die ersten Molaren von Ober- und Unterkiefer jeweils nur eine Konzentration von Punkten, was wohl eher für eine einzige Art spricht. Bloss beim M_2 inf. zeichneten sich sehr vage zwei Konzentrationen ab (vgl. Diagramm 36), jedoch viel zu undeutlich, um auf zwei verschiedene Formen schliessen zu können, zumal die Vertreter aus den beiden Konzentrationen morphologisch voneinander nicht zu unterscheiden sind. Schliesslich bestärkte mich ein Vergleich mit der Variationsbreite von *D.gaillardi* aus Sansan, die mit jener von Anwil fast identisch ist (vgl. Diagramm 35), dass man es auch in Anwil nur mit einer einzigen Art zu tun hat.

Dennoch glaube ich, innerhalb der Anwiler Population eine gewisse Entwicklungstendenz feststellen zu können: Ich habe nämlich in Anwil 5 M_1 sup. mit deutlich gespaltener Vorderknospe gefunden (vgl. Abb. 103, 4), und diese Zähne gehören ausgerechnet zu den grössten (vgl. Diagramm 39, im Anhang). Zwei pliozäne Gattungen – *Rotundomys* und *Kowalskia* – von welchen man allgemein annimmt, dass sie aus *Democricetodon* (und möglicherweise aus der *Gaillardi*-Gruppe) hervorgegangen sind, besitzen ebenfalls eine gespaltene Vorderknospe am M_1 sup. Bei der Suche nach einer Form, in deren Richtung die besagten 5 Anwiler Zähne weisen könnten, scheidet meiner Meinung nach *Rotundomys* aus. Dies trotz der gespaltenen Vorderknospe am M_1 sup., da dieser Gattung sowohl der Mesostyl- bzw. Mesostylidsporn als auch der Aussensporn an den unteren und der vordere Quersporn an den oberen Molaren fehlen. Näher dagegen kommt die 1969 von Fahlbusch eingeführte Gattung *Kowalskia*. Diese zeigt am ersten oberen Molaren ebenfalls eine zweiteilige Vorderknospe, und zudem besitzt sie einen kräftigen Mesostyl- bzw. Mesostylidsporn. Deswegen glaube ich, ist es berechtigt, die Frage aufzuwerfen, ob nicht möglicherweise bereits in der *Gaillardi*-Population von Anwil Tendenzen zu erkennen sind, die in Richtung *Kowalskia* deuten.

Die Variationsbreite von *Democricetodon gaillardi* aus Sansan

Dass die Variabilität in Einzelmerkmalen und Dimensionen bei der Population von Sansan erstaunlich gross ist, wirft natürlich die Frage auf, ob nicht auch hier eventuell zwei Arten im Spiel sind. Man denkt selbstverständlich an den von Schaub und anderen Autoren immer wieder erwähnten *Democricetodon affinis* von Sansan. Wie jedoch Diagramm 35 zeigt, scheint es zumindest hinsichtlich der Grösse in der Population des grösseren *Democricetodon* von Sansan nur eine einzige Form zu geben – *D.gaillardi*. Ausserdem habe ich in den sehr grossen Materialien, die das Basler Museum von Sansan besitzt, keinen einzigen Zahn gefunden, der in den morphologischen Merkmalen derart abwiche, dass man ihn zu *D.affinis* von La Grive stellen könnte. Deshalb bin ich der Meinung, dass in Sansan kein *D.affinis* existiert, und dass Schaub, der 1925 nur über ein sehr kleines Material von dieser Fundstelle verfügte (von «*affinis*» nur über ein Mandibelfragment und einen Einzelzahn), kleinere Zähne von *D.gaillardi* als *D.affinis* beschrieb.

Zur Variationsbreite sei abschliessend noch bemerkt, dass sowohl in Anwil wie in Sansan die Variabilität bei den am häufigsten vorkommenden Cricetidenformen am grössten ist: in Anwil *D.gaillardi*, in Sansan

D.gaillardi und *Cotimus medius*. Dies rührt bestimmt zum grossen Teil davon her, dass die Grösse der Variabilität der Individuenzahl direkt proportional ist. Von O. Abel (1929) gibt es eine oft zitierte Theorie, wonach sich von einer extrem grossen Variabilität innerhalb einer Form auf für diese ganz optimale Lebensbedingungen schliessen lässt, wobei «auch den defekten, in irgendeiner Hinsicht inferioren Individuen» ermöglicht wird, «mit den stärkeren Altersgenossen gross zu werden und das Alter der Geschlechtsreife zu erreichen». Diese Theorie jedoch ist, scheint mir, mit Vorsicht anzuwenden, da meines Wissens bis heute in diese Richtung gehende Untersuchungen an rezenten Populationen fehlen. Ausserdem ist es meiner Meinung nach auch keineswegs gewiss, dass Individuen mit gewissen abnormen Bildungen, beispielsweise in den Zähnen, deswegen benachteiligt sein müssen und unter weniger günstigen Lebensbedingungen weniger Überlebenschancen besitzen.

GENUS COTIMUS Black 1961

Fahlbusch schloss Schaubs «*Cricetodon helveticus*» der 1961 von C.C. Black beschriebenen Gattung *Cotimus* aus dem Obermiozän Montanas an, da «es nicht möglich ist, sie gattungsmässig auseinander zu halten». Mir scheint dieser Zusammenschluss gewagt, da man keine Anhaltspunkte für eine direkte stammesgeschichtliche Verwandtschaft hat und meines Wissens vom amerikanischen *Cotimus* nur die Mandibularbezahnung bekannt ist. Bei der Vielfalt der Cricetiden Europas und Nordamerikas liegen Parallelentwicklungen durchaus im Bereich des Möglichen. Wenn man z.B. gewisse Cricetiden aus dem europäischen Oligozän (etwa *Cricetodon dubius*) ansieht, frappieren die Ähnlichkeiten mit «*Cricetodon helveticus*», und man kann sich ohne weiteres vorstellen, dass letztere Form aus einer derartigen Gruppe hervorgegangen ist. Desgleichen stellt auch Blacks *Cotimus alicae* keine isoliert dastehende Art dar, sondern zeigt ausserordentlich grosse Ähnlichkeiten zu bestimmten oligozänen Cricetiden Nordamerikas – etwa der Gattung *Eumys*, so dass auch hier eine engere stammesgeschichtliche Verwandtschaft der beiden Gattungen nicht auszuschliessen ist. Deshalb scheint es mir auch nicht wahrscheinlich, dass die Gattung *Cotimus* und «*Cricetodon helveticus*» näher miteinander verwandt sind. Da aber der Name «*Cotimus*» für die europäischen Formen bereits allgemein im Gebrauch ist und sich die nahe Verwandtschaft der amerikanischen mit den europäischen Formen nicht sicher widerlegen lässt, gebrauche ich für die Form von Anwil mit ausdrücklichem Vorbehalt ebenfalls den Gattungsnamen «*Cotimus*».

COTIMUS CF. LATIOR Schaub & Zapfe 1953

Synonym: *Cricetodon helveticus latior* Schaub & Zapfe 1953
Material: 108 Einzelzähne

Wie aus der Materialangabe ersichtlich, gehört *Cotimus* in Anwil zu den seltenen Cricetiden. Innerhalb der Gesamtzahl der Cricetidenzähne, die in Anwil gefunden wurden, machen die 108 Molaren von *Cotimus* nur 4,9% aus. Das Auffälligste am Material des Anwiler *Cotimus* ist seine grosse Uneinheitlichkeit. Die Zähne variieren nicht nur in der Struktur, sondern auch ganz besonders in der Grösse (vgl. Abb. 108 und 109). Es ist allerdings nicht gelungen, verschiedene systematische Einheiten herauszusortieren, da sowohl in der Grösse wie in strukturellen Merkmalen praktisch sämtliche möglichen Übergänge von einem Extrem zum anderen zu finden sind, und sich keine klar begrenzten Gruppen unterscheiden lassen. Vergleiche mit *Cotimus*-Populationen von anderen Fundstellen wie Sansan, Can Llobateres und Schwamendingen haben gezeigt, dass sich auch an anderen Stellen beträchtliche Variationen in Grösse und Struktur bemerkbar machen, wenn genügend Material zur Untersuchung vorhanden ist (vgl. Abb. 107).

Differentialdiagnosen

Vergleiche der *Cotimus*form von Anwil mit verschiedenen Formen anderer Fundstellen haben ergeben, dass der Anwiler *Cotimus* gewissermassen eine Zwischenstellung zwischen *Cotimus medius* von Sansan[1] und *Cotimus bifidus* aus Bayern einnimmt (vgl. Abb. 110, 7; 111, 7, und 112). Dabei möchte ich den Ausdruck «Zwischenstellung» rein morphologisch-deskriptiv verstanden wissen, ohne jede phylogenetische Spekulation. Sehr deutlich zeigt sich diese Zwischenstellung am ersten oberen Molaren. Dieser Zahn zeigt zwischen der Vorderknospe und der Vorjochkante folgende Situation:

Beim M_1 sup. von Sansan zieht vom Protoconus-Vorderarm ein Quersporn parallel zur Vorderknospe labialwärts und vereinigt sich meist mit dem Labialende der Vorderknospe (vgl. Abb. 106 A). In manchen

[1] Freudenthal lässt 1965 die Frage offen, ob *Cotimus medius* von Sansan und *C. helveticus* von Rümikon identisch seien. Ich habe die Stücke von Rümikon und Schwamendingen (vgl. Abb. 110, 3 und 4, sowie Abb. 111, 4 und 5) eingehend mit einer grossen Anzahl Zähnen von Sansan (vgl. Abb. 110, 2, und 111, 3) verglichen und bin zur Ansicht gelangt, dass es keine konstanten morphologischen Unterschiede zwischen den zwei Formen gibt, welche eine systematische Abtrennung rechtfertigen.

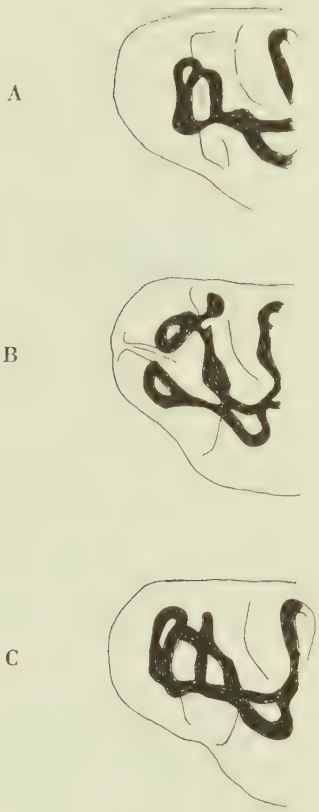


Abb. 106 Die Sporne zwischen Vorderknospe und Vorjochkante am M_1 sup. von *Cotimus:*
A mit vorderem Quersporn, Typus von Sansan. Rümikon. Schwamendingen *(Cotimus medius)*
B mit Protoconus-Vorderarm *(Cotimus bifidus* FAHLBUSCH)
C mit vorderem Quersporn und Protoconus-Vorderarm, Typus von Anwil und Neudorf *(Cotimus latior* SCHAUB & ZAPFE)

Fällen zieht er nach der Vereinigung noch weiter bis zum labialen Kronenrand. STEHLIN & SCHAUB (Trigonodontie, S. 161) homologisieren diesen Quersporn mit dem Protoconus-Vorderarm, wie ihn *Heterocricetodon* besitzt. Wie ich im folgenden zu zeigen versuche, glaube ich nicht, dass es sich bei diesem Quersporn um den Protoconus-Vorderarm handelt.

Bei *Cotimus bifidus* entspringt ein Quersporn unmittelbar am Protoconus, also weiter hinten als bei *C. medius*, und zieht ebenfalls zum Labialende der Vorderknospe (vgl. Abbildung 106 B). Dieser Sporn nun ist meiner Meinung nach eher mit dem Protoconus-Vorderarm, wie er bei *Heterocricetodon* auftritt, zu homologisieren. Denn in Anwil haben wir eine Form, bei der beide Sporne oft nebeneinander auftreten, wobei der Sporn, den ich für den Protoconus-Vorderarm halte, meist der stärker entwickelte ist (vgl. Abbildung 106 C).

1 2 3

Abb. 107 Grossenvariation bei *Cainotherium*. Extreme von:
1 Cat. Lichtenst. (*Chalmatherium Hoffmanni*. M_2 inf. sin., C. 33.18 und C. 33.19)
2 Schwamendingen (ZH) (*C. medium* [LARTET] = *C. bavaricum* [SCHAUB], M_2 inf. sin., O. S. M. 812 und O. S. M. 186)
3 Sansan (*C. medium*, M_2 sup. sin., Ss. 0708 und Ss. 0709) 15:1

Auf den Übergangscharakter des Anwiler *Cainotherium* deutet ferner die Tatsache, dass in derselben Population ein einziger Zahn vorkommt, der bloss den der Vorderknospe parallelen Quersporn (Typus von Sansan, Rümikon, Schwamendingen) zeigt, während fünf Zähne nur den unmittelbar am Protoconus entspringenden Protoconus-Vorderarm aufweisen (Typus von *C. bavaricum*). Die Mehrzahl der Zähne von Anwil, bei denen diese Situation überhaupt abgeklärt werden kann, nämlich 11 Stück, zeigen beide Sporne nebeneinander.

Ich möchte noch einige weitere Merkmale aufführen, die diese Zwischenstellung der Anwiler Form zeigen. Da wäre z. B. der Hypoconid-Hinterarm am ersten und zweiten unteren Molaren. Während er bei *C. medium* ausnahmslos dem Schlusscingulum anliegt (vgl. Abb. 111, 3), wenn er überhaupt als selbständiger Sporn erkennbar ist, bei *C. bavaricum* dagegen meist deutlich vom Schlusscingulum abgesetzt, frei in der hintersten Synklinale endet (vgl. Abb. 111, 7), halten sich die beiden Möglichkeiten in Anwil ziemlich genau die Waage: An 19 der besagten Zähne endigt der Hypoconid-Hinterarm frei (vgl. Abb. 109, 3 und 5), bei 22 Zähnen legt er mehr oder weniger deutlich dem Schlusscingulum an (vgl. Abb. 109, 2), ist jedoch nie mit letzterem verschmolzen, wie meistens bei der Form von Sansan.

Ein weiterer Hinweis auf die intermediäre Stellung des Anwiler *Cotimus* scheint die Situation am Mittelsporn der beiden vorderen unteren Molaren zu sein: Bei *C. medius* ist oft nur ein Mittelsporn erkennbar (am M_2 inf. fast ausschließlich), der dem Protoconid-Hinterarm entsprechen dürfte, und das Mesolophid, wenn es vorhanden ist, verbindet sich unmittelbar nach der Ursprungsstelle mit dem Protoconid-Hinterarm und bildet so oft eine kleine Grube (vgl. Abb. 111, 3–5). Bei *C. bifidus* jedoch fehlt das Mesolophid niemals und vereinigt sich am M_2 inf. oft nicht mit dem Protoconid-Hinterarm, sondern beide enden getrennt (Abb. 111, 7). In Anwil endlich fehlt das Mesolophid am M_2 inf. nur an zwei von 26 Zähnen, am M_2 inf. an fünf von 15 Zähnen. Am M_1 inf. enden die genannten Sporne meist getrennt, am M_2 inf. fast immer verbunden (vgl. Abb. 109). In der folgenden Tabelle sind die Merkmale der *Cotimus*-Formen von Sansan und Anwil nochmals zusammengefaßt:

Tabelle 5

	Sansan	Anwil
M_1 sup.	– Rückwärtiger Paraconussporn fast immer vorhanden	– Rückwärtiger Paraconussporn selten
	– Vorderer Quersporn läuft parallel der Vorderknospe	– Neben vorderem Quersporn meist noch Protoconus-Vorderarm vorhanden (vgl. Abbildung 106)
M_2 sup.	– Paraconussporn fast immer vorhanden, mit dem Mittelsporn verbunden	– Paraconussporn selten
	– Vorderer Metaconussporn häufig mit dem Mittelsporn verbunden	– Vorderer Metaconussporn nie mit dem Mittelsporn verbunden
M_1 inf.	– Hypoconid-Hinterarm oft nicht vorhanden; wenn vorhanden, dem Schlußcingulum eng anliegend	– Hypoconid-Hinterarm nie mit dem Schlußcingulum verschmolzen, in etwa 50% der Fälle diesem anliegend, bei 50% frei endigend
	– Meist nur ein Mittelsporn (verschmolzen), wenn getrennt, gegen lingual zusammenlaufend	– Fast immer zwei getrennte, auch am Ende nicht verschmolzene Mittelsporne (Protoconid-Hinterarm und Mesolophid)
M_2 inf.	– Mesolophid nur ganz selten entwickelt	– Mittelsporn meist doppelt (Protoconid-Hinterarm und Mesolophid)
	– Protoconid-Hinterarm zieht hinten am Metaconid hinauf	– Protoconid-Hinterarm zieht nur am Metaconid hinauf, wenn kein Mesolophid entwickelt ist

Die aus dieser Tabelle ersichtlichen Unterschiede zeigen eindeutig, dass man den Anwiler *Cotimus* nicht zu *Cotimus medius* von Sansan stellen kann.

Mit *Cotimus bifidus* (Abb. 110, 7, 111,7 und 112) hat die Form von Anwil auf den ersten Blick mehr gemeinsam. Am augenfälligsten sind vielleicht die zusätzlichen Sporne an den beiden vorderen unteren Molaren, die *C. bifidus* und die Form von Anwil im Gegensatz zu *C. medius* aufweisen: der selbständige Hypoconid-Hinterarm und das Mesolophid (das bei *bifidus* immer und bei der Form von Anwil oft neben dem Protoconid-Hinterarm vorkommt, siehe oben). Weitere Gemeinsamkeiten zeigen sich am M_1 inf., dessen Vorderknospe bei beiden Formen relativ schmal und spitz ist, und dessen Umrissform starke Einbuchtungen auf der Höhe der Aussen- und der Innenbucht zeigt. Ausserdem hat der *Cotimus* von Anwil am M_1 sup. manchmal eine geteilte Vorderknospe, ein Merkmal, das *C. bifidus* den Namen gegeben hat. Wenn auch diese und einige andere Unterschiede für eine nähere Beziehung des Anwiler *Cotimus* zu *C. bifidus* als zu *C. medius* sprechen, so hindern mich doch einige meiner Meinung nach wesentliche Unterschiede, die Anwiler Form mit *C. bifidus* artmässig zu vereinigen: Für eines der wichtigsten Merkmale, in denen sich *C. bifidus* vom Anwiler *Cotimus* unterscheidet, halte ich das Fehlen der Vorjochkante am M_1 inf. bei der ersteren Form (vgl. Abb. 111, 7). Fahlbusch gibt an (1964, S. 81), er habe an keinem Exemplar eine Vorjochkante «im Sinne der anderen mittel- und obermiozänen Cricetiden» feststellen können. Bei der Anwiler Form ist ausnahmslos eine Vorjochkante vorhanden, wenn sie auch nicht immer in den Protoconid-Vorderarm einmündet, sondern vorher frei endigt (vgl. Abb. 109).

Ein weiterer Unterschied, den ich für wesentlich halte, liegt im oberen M_2. Laut Fahlbusch ist an diesem Zahn bei *C. bifidus* stets eine gegabelte Vorjochkante (vgl. Abb. 112) zu beobachten (mit einer Ausnahme, wo sich der vordere Ast losgelöst hat und frei endigt). Bei den meisten M_2 sup. von Anwil dagegen ist die Vorjochkante nicht gegabelt; nur an drei Zähnen ist zwischen Vordercingulum und Vorjochkante ein kleiner Sporn sichtbar, der in einem Fall frei endigt (vgl. Abb. 108, 1, M_2), sich in einem Fall an das Vordercingulum anschliesst und in einem Fall sich mit der Vorjochkante verbindet, so dass eine leichte Gabelung zustande kommt. In der folgenden Tabelle sind diese Unterschiede sowie einige weitere zusammengestellt.

Tabelle 6

	C. bifidus	Anwil
M_1 inf.	– keine Vorjochkante – Vorderknospe halbmondförmig – Längsgrat manchmal unterbrochen, verläuft ungefähr in der Zahnmitte	– mit Vorjochkante – Vorderknospe eher rund – Längsgrat nie unterbrochen, verläuft in der Mehrzahl der Fälle in der äussern Zahnhälfte
M_2 inf.	– Mesolophid fehlt nie	– Mesolophid fehlt manchmal
M_3 inf.	– Protoconid-Hinterarm erreicht den lingualen Zahnrand fast immer	– Protoconid-Hinterarm erreicht den lingualen Zahnrand nicht
M_1 sup.	– Paraconussporn meist mit dem Mittelsporn verbunden	– meist kein Paraconussporn, wenn vorhanden, nicht mit dem Mittelsporn verbunden
M_2 sup.	– Vorjochkante gegabelt; – rückwärtiger Paraconussporn meist sehr kräftig, vereinigt sich immer mit dem Mittelsporn – Mittelsporn reicht immer bis zum labialen Zahnrand	– Vorjochkante ungegabelt; – rückwärtiger Paraconussporn fehlt oder schwach ausgeprägt, vereinigt sich nie mit dem Mittelsporn – Mittelsporn kürzer, geht nie bis zum labialen Zahnrand

Wie aus diesen Vergleichen hervorgeht, unterscheidet sich der Anwiler *Cotimus* von den beiden diskutierten Arten (*medius* und *bifidus*) nicht unerheblich.

Mit dem 1965 beschriebenen *C. leemanni* HARTENBERGER von Can Llobateres (Abb. 110, 5, und 111, 6) zeigt der Anwiler *Cotimus* bestimmte Ähnlichkeiten, ist jedoch wegen einiger, meiner Meinung nach wesentlicher Unterschiede mit dieser Art ebenfalls nicht identisch. Beide Formen zeigen einen doppelten Mittelsporn am M_1 inf., d. h. die Ausbildung des Protoconid-Hinterarmes und des Mesolophids. Ebenfalls wie bei *Cotimus* von Anwil ist bei *C. leemanni* am ersten oberen Molaren manchmal neben dem Protoconid-Vorderarm noch ein der Vorderknospe paralleler Quersporn vorhanden; ein Merkmal, das ich bei *C. medius* und *C. bifidus* nie beobachtet habe. Im Gegensatz zu der Form aus Anwil besitzt der *Cotimus* aus Can Llobateres am M_1 inf. zwar meist auch einen selbständigen Hypoconid-Hinterarm, der aber dem Schlusscingulum anliegt und in keinem Fall derart von diesem absteht und frei endigt, wie das oft bei der Anwiler Form der Fall ist (vgl. Abb. 111,1 und 2). Die Vorderknospe des M_1 inf. ist bei *C. leemanni* auch nie so schmal und spitz

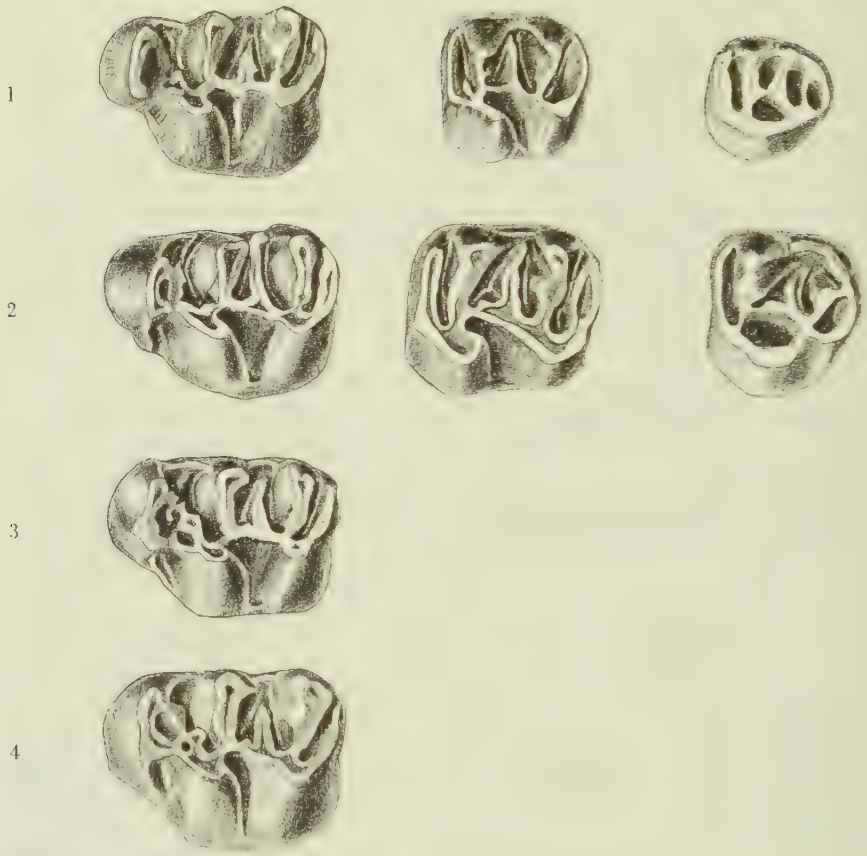


Abb. 108 *Cotimus cf. latior* (Schaub & Zapfe) von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 397, M_2: Al. 401, M_3: Al. 403
2 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 398, M_2: Al. 402, M_3: Al. 404
3 M_1 sup. sin.: Al. 399
4 M_1 sup. sin.: Al. 400 15:1

wie häufig bei *Cotimus* von Anwil. Ausserdem ist die spanische Art wesentlich kleiner (vgl. Hartenberger 1965, S. 490) und weist Anzeichen von Hypsodontie auf, die sich weniger in der Kronenhöhe ausdrückt als in der Vertiefung der Synklinalen und in der relativ geringen Höhe der Hügel gegenüber den Graten.

Cotimus latior von Neudorf

Schaub & Zapfe haben 1953 drei Unterarten von *Cotimus* aus den Spaltenfüllungen von Neudorf a. d. March beschrieben: *Cricetodon helveticus helveticus*, *C. helveticus latior* und *C. helveticus weinfurteri*. Nach

Abb. 109 *Cotimus cf. latior* von Anwil.
1 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 386, M_2: Al. 391, M_3: Al. 394
2 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 387, M_2: Al. 392, M_3 (invers): Al. 395
3 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 388, M_2: Al. 393, M_3 (invers): Al. 396
4 M_1 inf. sin.: Al. 390
5 M_1 inf. sin.: Al. 389 15:1

meinen Erfahrungen mit der Grössenvariabilität im Genus *Cotimus* scheinen mir alle drei zu einer einzigen Form zu gehören, zumal sie sich ausser in der Grösse kaum unterscheiden. Ausserdem sind die Dokumente, auf Grund welcher diese Unterarten aufgestellt wurden, recht dürftig: von den Rassen *latior* und *weinfurteri* nur je zwei Zähne. Wenn man schliesslich den Terminus «Unterart» im gleichen Sinn gebraucht wie in der Systematik der rezenten Tiere, so scheint es biologisch sehr unwahrscheinlich, dass an der gleichen Fundstelle drei verschiedene Unterarten vorkommen, da diese sich untereinander ja kreuzen würden.

O. Fejfar, Prag, der sich gegenwärtig mit der Fauna von Neudorf beschäftigt, vertritt die Ansicht, dass an dieser Fundstelle zwei *Cotimus*-Arten vorkommen: eine grössere, die den «Unterarten» *helveticus helveticus* und *helveticus latior* von Schaub & Zapfe entspricht, und eine kleine, altertümliche, die mit der «Unterart» *weinfurteri* identisch ist. Infolgedessen hat Fejfar die «Unterart»-Namen zu Artnamen aufrücken lassen und die grössere Form heisst nun *Cotimus latior*, die kleinere *Cotimus weinfurteri*.

Mit *C. latior* von Neudorf zeigt die *Cotimus-Form* von Anwil sehr grosse Übereinstimmung.

Fahlbusch stellt zwar die «Unterart *helveticus helveticus* Schaub & Zapfe von Neudorf (nach Fejfar jetzt auch *C. latior*) mit einem Fragezeichen zu *C. bifidus*. Ich habe nun aber einige Merkmale gefunden, in denen sich *C. latior* klar von *C. bifidus* unterscheidet, die er jedoch mit dem Anwiler *Cotimus* gemeinsam hat. Da wäre zunächst einmal die Vorjochkante am M_1 inf., die bei *bifidus* fehlt, bei den Formen von Anwil und Neudorf jedoch deutlich vorhanden ist. Ausserdem zeigt derselbe Zahn von *C. latior* die gleiche spitze Vorderknospe mit rundlichem Umriss wie der M_1 inf. von Anwil. Auch in einem der deutlichsten Merkmale, die *C. bifidus* von der Anwiler Form unterscheidet, stimmen die Neudorfer und die Anwiler Form überein: Die Vorjochkante am oberen M_2 ist ungegabelt. Ebenfalls am M_2 sup. reicht der Mittelsporn an den Exemplaren von Anwil und Neudorf meist nicht bis zum labialen Zahnrand, bei *C. bifidus* immer. *C. latior* von Neudorf zeigt am M_1 sup., zwischen Vorderknospe und Paraconus, ähnliche Verhältnisse wie die Form aus Anwil: Oft ist neben dem Protoconus-Vorderarm noch ein vorderer Quersporn, parallel zur Vorderknospe, ausgebildet (vgl. Abb. 110, 6)[1].

[1] Ebenfalls einen Quersporn neben dem Protoconus-Vorderarm besitzen manche *Cotimus*-Formen von La Grive, die zur Zeit noch einer Bearbeitung harren.

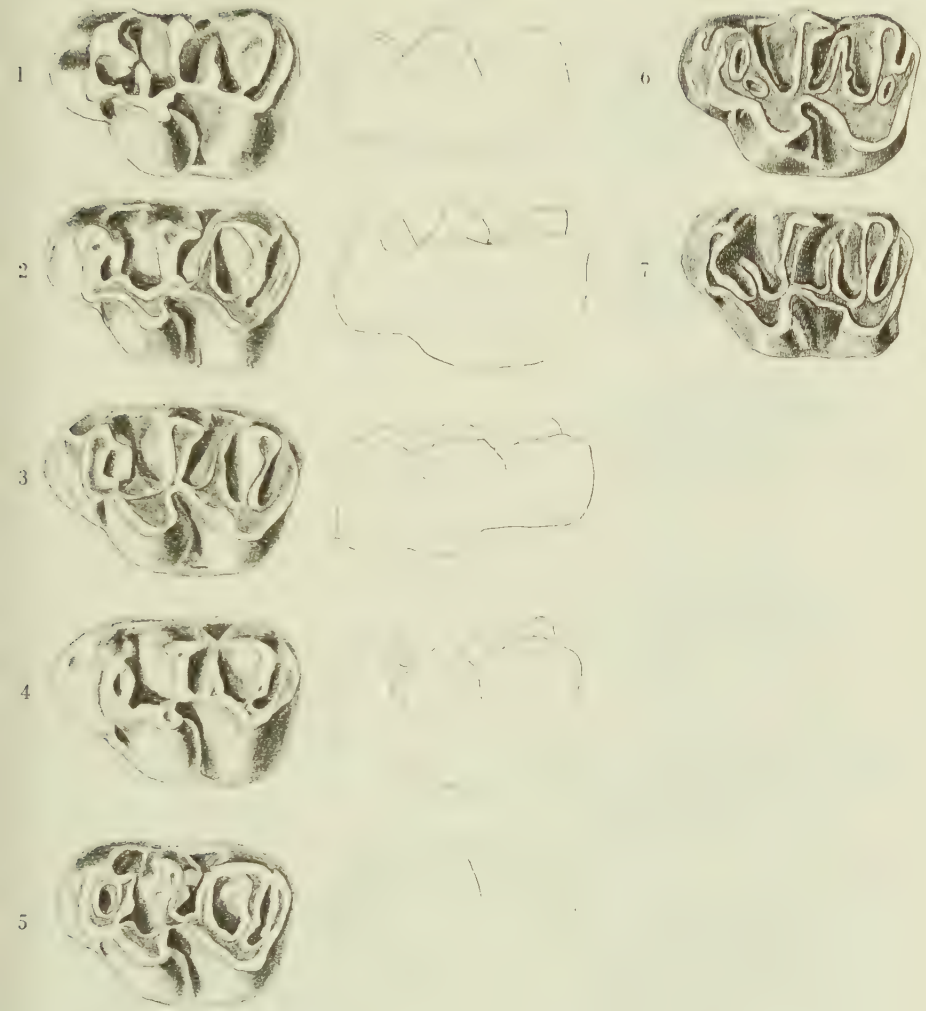


Abb. 110 Vergleich der ersten Molaren der linken Oberkieferhälfte von verschiedenen *Cotimus*-Formen (Zähne 1–5 auch in Lingualansicht):
1 *C. cf. latior* (Schaub & Zapfe) von Anwil, Al. 385
2 *C. medius* (Lartet) von Sansan, Ss. 666
3 *C. medius* (Lartet) (= *helveticus* Schaub) von Rümikon (ZH), O. S. M. 407
4 *C. medius* (= *C. helveticus* Schaub) von Schwamendingen (ZH), O. S. M. 54
5 *C. leemanni* Hartenberger von Can Llobateres, C. Ll. 20
6 *C. latior* (Schaub & Zapfe) von Neudorf a. d. March (CSR), Sammlung Prag 733 / 918 (invers)
7 *C. bifidus* Fahlbusch von Giggenhausen (Bayern), Sammlung München 1952, XIV, 209 15:1

Abb. 111 Vergleich der ersten Molaren der linken Mandibelhälfte von verschiedenen *Cotimus*-Formen:
1 *C. cf. latior* von Anwil, Al. 383
2 *C. cf. latior* von Anwil, Al. 384
3 *C. medius* von Sansan, Ss. 6710
4 *C. medius* von Rümikon (ZH), O. S. M. 410 (invers)
5 *C. medius* von Schwamendingen (ZH), O. S. M. 186
6 *C. leemanni* von Can Llobateres, C. Ll. 19
7 *C. bifidus* von Oggenhof (Bayern), Sammlung München 1963, IX, 12
8 *Cotimus* spec. von Vermes (BE), Coll. B. Engesser, V 4 (invers)
15:1

Anderseits lassen sich einige, wenn auch nicht sehr wesentliche, Unterschiede zwischen *C. latior* von Neudorf und der Form von Anwil feststellen. So besitzt beispielsweise *C. latior* an 13 von 14 M_1 inf. einen Quersporn, der vom Protoconid-Vorderarm labialwärts an den Zahnrand geht. Bei den M_1 inf. von Anwil ist dieser Sporn bloss an 4 von 17 Zähnen zu beobachten.

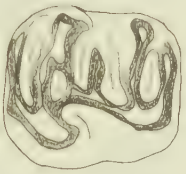


Abb. 112 Die gegabelte Vorjochkante am M_2 sup. von *Cotimus bifidus*. M_2 sup. sin. von Giggenhausen (Bayern), Sammlung München 1952. XIV. 89 15:1

Trotz dieser kleinen Unterschiede ist *C. latior* von Neudorf unter allen Arten, die ich vergleichen konnte, diejenige, mit der die Form von Anwil am meisten gemeinsam hat. Deswegen nenne ich den *Cotimus* von Anwil «*cf. latior*».

Das Genus *Cotimus* ist in den letzten Jahren immer wieder von neuen Fundstellen bekannt geworden. Allen diesen Formen gemeinsam, so scheint mir, ist die grosse Variabilität sowohl in der Zahnmorphologie als auch in den Dimensionen. Dadurch werden Aussagen über die stammesgeschichtliche Verwandtschaft sehr erschwert, zumal man sich noch nicht genau darüber im klaren ist, welche Merkmale als progressiv und welche als altertümlich zu deuten sind. Schaub (1925) beispielsweise hielt, ausgehend von Vergleichen mit oligozänen Cricetiden, einen verdoppelten Mittelsporn (Protoconid-Hinterarm und Mesolophid) und ein verdoppeltes Schlusscingulum (Hypoconid-Hinterarm und Schlusscinculum) an den beiden ersten unteren Molaren für altertümliche Merkmale, die im Laufe der Zeit verschwinden. Seither wurden aber sehr junge Vertreter der Gattung *Cotimus* gefunden, wie *C. bifidus* von Giggenhausen und *C. leemanni* von Can Llobateres, die beide diese «altertümlichen» Merkmale aufweisen, während bestimmt ältere Formen wie etwa *C. medius* von Sansan am M_1 inf. meist einen einfachen Mittelsporn bzw. Schlusscingulum zeigen.

Zur Zeit kann man, wie mir scheint, nur sagen, dass die stammesgeschichtlichen Beziehungen im Genus *Cotimus* wohl komplizierter sind, als man früher, im Besitz von weniger Material, angenommen hat. Ich halte es für wahrscheinlich, dass während des oberen Miozäns mehrere selbständige Linien existierten. Mehr über dieses Problem zu sagen, halte ich für den Moment zu spekulativ.

GENUS CRICETODON

Schienen die Reste von grossen Cricetiden, die sich ohne weiteres von jenen der übrigen Formen aus Anwil isolieren lassen, unter sich zunächst einheitlich zu sein, so zeigte sich bei eingehenden Vergleichen, dass offenbar doch zwei verschiedene Arten von *Cricetodon* im Spiele sind: Unter mehr als dreihundert Zähnen fanden sich neun einzelne Molaren, die einen ursprünglicheren Bauplan aufweisen als die Mehrzahl der Zähne (vgl. Abb. 114).

CRICETODON HAGNI Fahlbusch 1964

Material:

Mand. dext. J, M_1–M_2	Max. dext. M_1–M_3
Mand. sin. J + M_1	Max. sin. M_1 (fragm.)–M_2
Mand. dext. M_1–M_2	Max. dext. M_1–M_2
Mand. dext. M_2 (fragm.)–M_3	
331 Einzelzähne, 45 Fragmente	

Die meisten Zähne von grössten Cricetiden aus Anwil stimmen sehr gut mit jenen von *C. sansaniensis hagni* (Fahlbusch 1964) aus Giggenhausen überein. Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Formen liessen sich nicht finden, und es besteht deshalb kein Zweifel, dass beide zur gleichen Art gehören. Ein, meiner Ansicht nach freilich nur geringfügiger, Unterschied besteht im dritten oberen Molaren: Die beiden einzigen bekannten Exemplare von Giggenhausen zeigen ein wohlentwickeltes, selbständiges Schlusscingulum, während die Mehrzahl der entsprechenden Zähne von Anwil (45 von 64) kein solches besitzt.

Fahlbusch (1964) betrachtete die Form von Giggenhausen als Unterart von *C. sansaniensis*. Die Unterschiede zu letzterer sind jedoch so beträchtlich, dass es gerechtfertigt scheint besonders, wenn man sich die Artunterschiede etwa in der Gattung *Megacricetodon* vor Augen hält , die Form von Giggenhausen und Anwil artmässig von derjenigen aus Sansan abzutrennen. Die Art müsste demnach *Cricetodon hagni* heissen.

Diagnose: Vgl. Fahlbusch 1964, S. 15.

Ergänzend möchte ich beifügen, dass *Cricetodon hagni* von Anwil im Schmelz der unteren Incisiven auch die beiden Streifen zeigt, die für die Gattung *Cricetodon* charakteristisch sind.

Differentialdiagnose (vgl. Fahlbusch 1964, S. 109)

Von den bis jetzt bekannten Arten der Gattung *Cricetodon* kommt *Cricetodon lavocati* Freudenthal (vgl. Abb. 115, 2, und 116, 2) aus Hostalets der Form von Giggenhausen und Anwil am nächsten. Einige wesentliche Merkmale jedoch unterscheiden die beiden Arten:

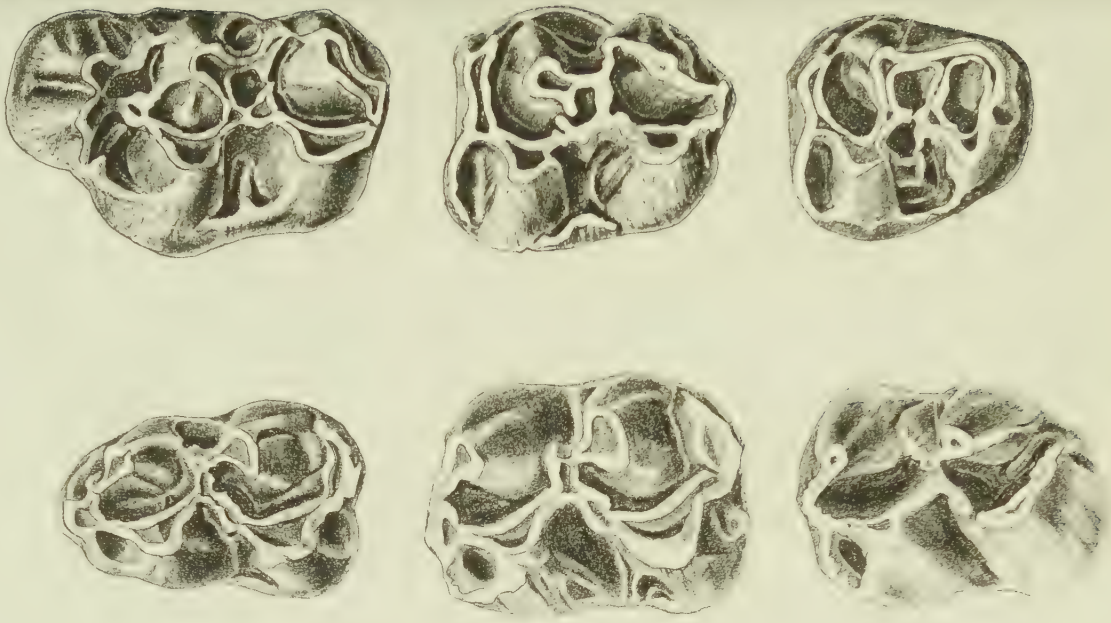


Abb. 113 *Cricetodon hagni* Fahlbusch von Anwil.
a M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 414, M_2: Al. 415, M_3: Al. 416
b M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 409, M_2: Al. 410, M_3: Al. 411 15:1

- Bei *C.hagni* ist der Mesoloph an den beiden vorderen oberen Molaren sehr lang und geht in die äussere Spornwand über, bei *C. lavocati* fehlt der Mesoloph an diesen beiden Zähnen oder ist ganz kurz (vgl. Abb. 115, 1 und 2).
- Bei *C.hagni* mündet die Nachjochkante an allen drei unteren Molaren ziemlich weit lingual in das Mesolophid: bei *C.lavocati* mündet die Nachjochkante in den Längsgrat (vgl. Abb. 116, 1 und 2).
- Der M_3 inf. ist bei *C.hagni* weniger reduziert als bei *C.lavocati*.
- Bei *C.lavocati* liegt die grösste Breite des M_1 sup. auf der Höhe der beiden hinteren Hügel; bei *C.hagni* immer auf der Höhe des Protoconus, ein Merkmal, das ich sonst nur bei der Gattung *Ruscinomys* beobachtet habe.

Bezüglich der verwandtschaftlichen Beziehung der beiden Arten scheint es mir unwahrscheinlich, dass *C.hagni* aus einer *C.lavocati*-ähnlichen Form hervorgegangen ist. Ich stütze mich in dieser Meinung vor allem auf zwei Merkmale: das Fehlen des grossen Mesolophs und die stärkere Reduktion von M_3 inf. bei *C.lavocati*. Es scheint viel eher, dass es sich bei den beiden Arten um zwei selbständige, brachyodont gebliebene Linien handelt, die wohl beide in der *sansaniensis*-Gruppe wurzeln.

In der Frage, ob *C.hagni* der *decedens*- oder der *sansaniensis*-Reihe zuzuordnen ist, schliesse ich mich der Meinung Fahlbuschs an (1964, S. 110), der die Form mit Vorbehalten zu der *sansaniensis*-Reihe stellt. Dabei scheint mir allerdings das Problem der Herkunft der «Spornwand» (Schaub) der oberen Molaren, dem Fahlbusch grosse Wichtigkeit beimisst, nicht von zentraler Bedeutung, zumal die Frage, ob diese Aussenwand aus dem Paraconussporn oder aus dem Mesolophid entstanden ist, sehr schwer beantwortet werden kann. Ausserdem hat schon Schaub (1944, S. 455) beim Studium der Cricetiden des Vallés-Panadés festgestellt, dass die Aussenwand als Merkmal zur Trennung der beiden Gruppen unbrauchbar ist. Viel wesentlicher scheinen mir folgende Merkmale, die gegen eine Zuordnung zur *decedens*-Reihe sprechen, und vor allem deswegen bedeutsam sind, weil *C.hagni* mit vielen Formen von *C.decedens* ziemlich genau das gleiche geologische Alter aufweist und infolgedessen die eine Form nicht als Vorfahre der anderen in Betracht kommt:

- die Brachyodontie von *C.hagni* gegenüber der Tendenz zur Hypsodontie bei der *decedens*-Gruppe;
- der starke Mesoloph an den oberen Molaren von *C.hagni*, der mit Ausnahme von *C.decedens aragonensis*, wo er manchmal auftritt, bei keiner Form der *decedens*-Reihe vorkommt (vgl. Abb. 115, 4 und 5);

- das ausgeprägte Mesolophid an den unteren Molaren von *C. hagni*, in das die fast longitudinal verlaufende Nachjochkante mündet;
- der rückwärtige Sporn der labialen Vorderknospe des M_1 sup., der bei *C. hagni* meist nach aussen umbiegt und frei endigt, bei *C. decedens* dagegen zum Paraconus läuft und die erste Aussensynklinale labialwärts abschliesst;
- die Verschmälerung der Kaufläche innerhalb der Krone von *C. decedens* (besonders deutlich am M_2 sup.) (vgl. Abb. 115, 5, und 116, 5); die stark über den Aussenrand der Krone vorstehenden Kanten der Aussenhügel von *C. decedens*.

Hinzu kommt noch, dass *C. hagni* allein schon grössenmässig besser in die *sansaniensis*-Gruppe passt als in die *decedens*-Gruppe.

CRICETODON SPEC.

Material: 9 Einzelzähne

Wie oben erwähnt, weichen 9 Einzelzähne vom üblichen Bauplan von *Cricetodon hagni* ab und sind in einigen Merkmalen urtümlicher. Ganz allgemein sind diese Zähne robuster und besitzen einen dickeren Schmelz. An den unteren Molaren haben sie keinen oder nur einen sehr kurzen Mesostylidsporn (vgl. Abb. 114b). Die Nachjochkante, die bei *Cricetodon hagni* charakteristischerweise nach vorn in den Mesostylidsporn mündet, verläuft an den unteren Molaren dieser Form labialwärts in den Längsgrat. In dieser Beziehung gleichen diese Zähne also *C. sansaniensis*, beispielsweise von Sansan. Ebenfalls dieser letzteren Art ähnlich ist die Aussenbucht des M_1 inf.: Während sie bei *C. hagni* gleich wie bei *C. sansaniensis* von La Grive (Abb. 116,3) vom labialen Zahnrand gegen die Zahnmitte zu in eine Spitze ausläuft, hat bei *C. sansaniensis* von Sansan (Abb. 116, 8) die Aussenbucht ihre schmalste Stelle nahe am labialen Zahnrand und verbreitert sich gegen die Zahnmitte zu. So kann man denn bei *C. hagni* am M_1 inf. nicht von einem eigentlichen Längsgrat sprechen, denn der Protoconidhinter- und der Hypoconidvorderarm stossen in einem Punkt zusammen. Beim M_1 inf. von *C. sansaniensis* aus Sansan und beim entsprechenden Zahn von *Cricetodon spec.* aus Anwil (Abb. 116, 7) jedoch liegt zwischen Protoconidhinter- und Hypoconidvorderarm ein gerades Stück eigentlichen Längsgrates.

Der einzige M_1 inf. (vgl. Abb. 116, 7) von *Cricetodon spec.* aus Anwil zeigt ein weiteres Merkmal, indem er sich von *C. hagni*, aber auch von sämtlichen mir bekannten Formen der Gattung *Cricetodon* unterscheidet:

a

b

Abb. 114 *Cricetodon* spec. von Anwil.
a M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt): M_1: A. 407, M_2: Al. 417, M_3: Al. 418
b M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt): M_1: Al. 406, M_2 (invers): Al. 412, M_3: Al. 413 15:1

Die Vorderjochkante verläuft weder nach vorn noch nach hinten, sondern ziemlich genau transversal und mündet in der Mitte des Protoconids. Dieses Merkmal braucht nicht unbedingt arttypisch zu sein, ich glaube eher, dass es sich dabei um eine individuelle Variation handelt. Denn auch an einem M_1 inf. von Sansan konnte ich diese Verbindung feststellen, allerdings gekoppelt mit einer Vorjochkante nach vorn und einer nach hinten.

Dem oberen M_1 dieser seltenen Form fehlt das lange, für *C.hagni* charakteristische Mesostyl. Es ist bloss ein winziger Ansatz davon zu entdecken. Der Paraconussporn ist zwar deutlich ausgebildet, zieht aber nicht hinüber zum Metaconus wie für *C.hagni* typisch. Ausserdem liegt die grösste Breite des Zahnes nicht wie bei letzterer Form auf der Höhe des Protoconus, sondern weiter hinten, etwa in der Zahnmitte.

Dass diese ungewöhnlichen Zähne einigen aberranten Individuen der Art *C.hagni* gehört haben, scheint nicht wahrscheinlich. Ist es doch an den einzelnen Zähnen eine ganze Kombination von Merkmalen, in denen sie sich von der in Anwil geläufigen Form unterscheiden. Ich nehme eher an, dass diese Zähne einer altertümlichen Restpopulation angehört haben, die wenig später erloschen ist. Abgesehen vom merkwürdigen Verlauf der Vorjochkante am M_1 inf. passen sie ganz gut zu *C.sansaniensis*. Dennoch hindert mich dieses letztere Merkmal, diese paar Zähne zu *C.sansaniensis* zu stellen; und ich ziehe es auch wegen der Dürftigkeit des Materials vor, die Form nicht näher zu bestimmen.

Die Verwendbarkeit der Gattung Cricetodon für die Stratigraphie der oberen Süsswassermolasse der Schweiz

Bis anhin betrachtete man einen grossen Teil der Säugetierfundstellen der oberen Süsswassermolasse der Schweiz als mehr oder weniger gleichaltrig. Man fasste sie allgemein unter dem Sammelnamen «Oberes Vindobonien» zusammen. In der Tat waren die meisten systematischen Gruppen bisher zu wenig untersucht, um für eine feinere Stratigraphie brauchbar zu sein. Da die Gattung *Cricetodon* in den letzten Jahren von zahlreichen neuen Fundstellen, insbesondere in Spanien und Deutschland, beschrieben wurde und sie auch von vielen schweizerischen Fundstellen bekannt ist, kann sie meiner Meinung nach immerhin einige Anhaltspunkte über das relative Alter der einzelnen Fundstellen zueinander liefern.

Schaub betrachtete 1925 (S. 10) den Verlauf der Vorjochkante des M_1 inf. als Gradmesser für die Altertümlichkeit bzw. Modernität einer Art. Er bezeichnete die Vorjochkante, die nach hinten läuft, als die

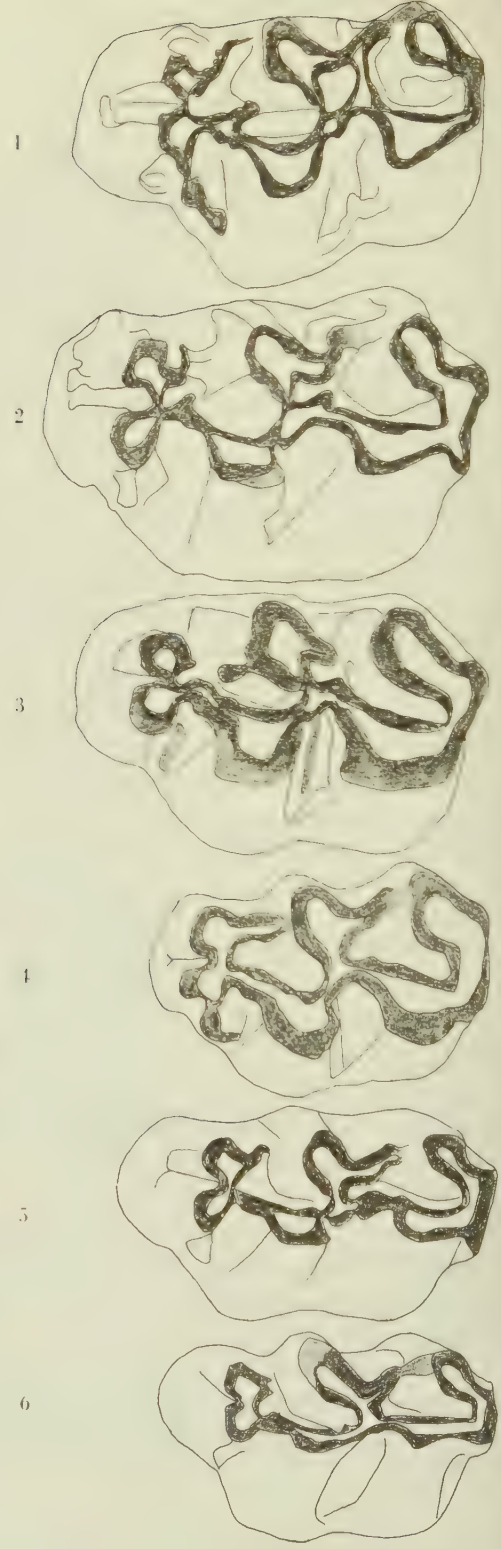


Abb. 115

Vergleich der ersten Molaren der linken Oberkieferhälfte verschiedener Formen von *Cricetodon:*

1 *C. hagni* Fahlbusch von Anwil, Al. 405
2 *C. lavocati* Freudenthal von San Quirico (Katalonien), Spa. 98
3 *C. sansaniensis* Lartet von La Grive, G. A. 199
4 *C. decedens* Schaub von Hostalets (Katalonien), Spa. 100 (invers)
5 *C. decedens* Schaub von Montredon (Aude), A. Mo. 503 (invers)
6 *Ruscinomys thaleri* Hartenberger von Can Llobateres, C. Ll. 24

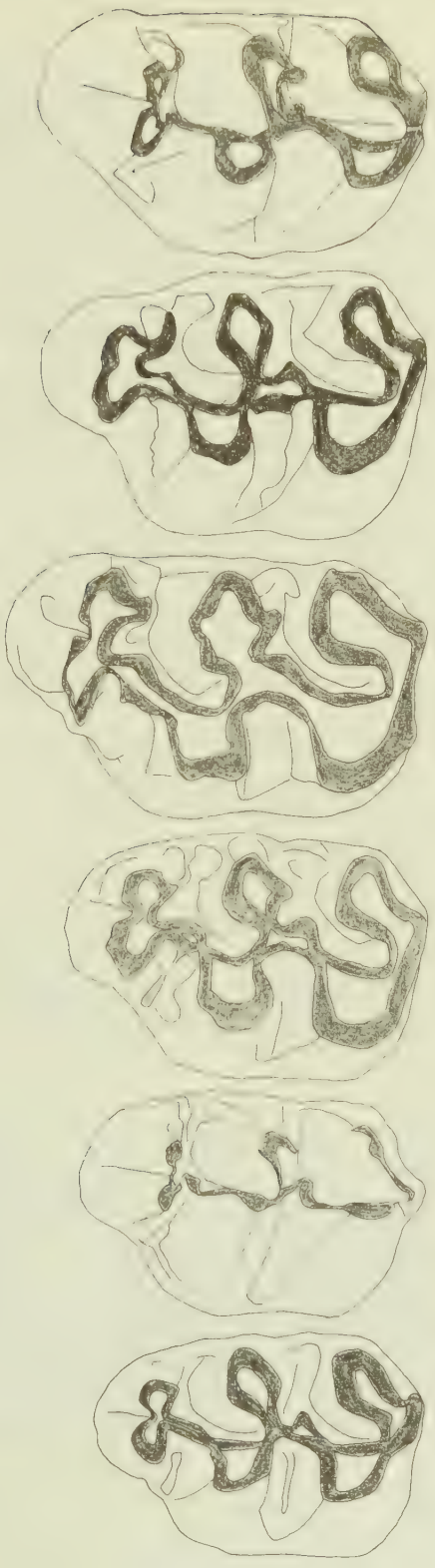


Abb. 115

7 *Cricetodon* spec. von Anwil, Al. 407
8 *C. sansaniensis* LARTET von Sansan, Ss. 6711
9 *C. sansaniensis* LARTET von Zeglingen (BL), O. S. M. 1114 (invers)
10 *C. sansaniensis* LARTET von Rümikon (ZH), O. S. M. 342
11 *C. sansaniensis* LARTET von Schwamendingen (ZH), O. S. M. 176
12 *C. meini* FREUDENTHAL von Vieux Collonges, V. C. 1074

15:1

«alte», die nach vorn gerichtete als die «neue». Durch Auszählen von Populationen hinsichtlich dieses Merkmals kam er zum Schluss, dass *Cricetodon sansaniensis* von Rümikon (vgl. Abb. 115, 10, und 116, 10) primitiver ist als *C. sansaniensis* von La Grive (vgl. Abb. 115, 3, und 116, 3): Unter mehr als 50 M_1 inf. von La Grive fand er nur einen einzigen ohne das neue Vorjoch; dagegen fand er von Rümikon unter 12 Zähnen 10 ohne die neue Verbindung. Da SCHAUB von keiner anderen Fundstelle genügend Material besass, blieb dieser Vergleich auf Rümikon und La Grive beschränkt. Inzwischen hat die Fundstelle von Sansan eine grosse Zahl Zähne von *C. sansaniensis* (vgl. Abb. 115, 8, und 116, 8) geliefert, und damit liess sich feststellen, dass Sansan nach der Entwicklungshöhe der Vorjochkante des M_1 inf. von *Cricetodon* zwischen La Grive und Rümikon zu stellen ist[1].

Unter 17 ersten unteren Molaren von Sansan fanden sich 7 ohne die «neue» Vorjochkante (vgl. Tabelle 7). Bei einer Auszählung des Materials von Anwil konnte ich feststellen, dass von 45 unteren M_1 von *C. hagni* kein einziger ohne die neue Vorjochkante ist. Somit erweist sich also die Anwiler Art als mindestens ebenso modern wie diejenige von La Grive.

Von Zeglingen, einer Fundstelle, die nur wenige Kilometer von Anwil entfernt ist, und die bisher allgemein als gleich alt wie Anwil angesehen wurde, liegen leider zu wenige M_1 inf. von *Cricetodon* vor (vgl. Abb. 116, 9), um mit Sicherheit etwas über die stratigraphische Stellung dieser Fundstelle aussagen zu können. Von 3 M_1 inf. zeigen 2 keine «neue» Vorjochkante, was trotz aller Vorbehalte wohl den Schluss erlaubt, dass die Zeglinger Form in bezug auf die Vorjochkante altertümlicher ist als die Anwiler. In der folgenden Zusammenstellung sind die Ergebnisse der Auszählung nochmals zusammengefasst.

Tabelle 7

	Total der untersuchten M_1 inf.	Anzahl ohne neue Vorjochkante
La Grive (nach SCHAUB)	50	1
Anwil	45	0
Zeglingen	3	2
Sansan (nach FAHLBUSCH)	12	7
Sansan (eigene Untersuchung)	17	7
Rümikon	12	10

[1] FAHLBUSCH (1964, S. 109) kommt zum gleichen Resultat.

Neben dem Verlauf der Vorjochkante am M_1 inf. scheint mir auch der rückwärtige Paraconussporn der oberen Molaren gewisse Hinweise auf die altersmässige Stellung der einzelnen Formen geben zu können. Weisen doch relativ junge Formen, wie etwa *C. decedens* und *Ruscinomys* (vgl. Abb. 115, 5 und 6), imposante Paraconussporne auf, während dieses Merkmal bei älteren Arten, wie etwa *C. meini* (vgl. Abb. 115, 12) von Vieux Collonges, nur schwach ausgebildet ist oder ganz fehlt. Durch Auszählen von Populationen habe ich dieses Merkmal an den ersten oberen Molaren von Sansan, La Grive, Rümikon und Vieux Collonges untersucht. Einmal mehr manifestiert sich auch hier die Altertümlichkeit der Form von Sansan gegenüber derjenigen von La Grive: Im Durchschnitt ist in Sansan der Paraconussporn viel weniger entwickelt als in La Grive (vgl. Tabelle 8). Bei *C. hagni* von Anwil dagegen ist dieser Sporn durchwegs stark ausgebildet. Die Zähne von Rümikon verhalten sich in dieser Beziehung recht unentschieden[1].

Tabelle 8

Rückwärtiger Paraconussporn am M_1 sup.

	keiner vorhanden	kurz	lang	Total der untersuchten Zähne
Anwil	–	–	44	44
La Grive	1	4	12	17
Sansan	4	5	3	12
Rümikon	6	8	6	20
Vieux Collonges	27	11	–	38

Von *Cricetodon sansaniensis* aus Zeglingen lässt sich sagen, dass von den 5 M_1 sup., die mir zur Verfügung stehen, alle einen wohl ausgeprägten

[1] Dieser Umstand ist wohl so zu deuten, dass bei einer Form natürlich nicht alle Merkmale gleich hoch entwickelt sind. Im Fall von *Cricetodon* aus Rümikon scheint der Paraconussporn in der Entwicklung gegenüber der Vorjochkante des M_1 inf. zurückzustehen. Dieses Beispiel zeigt, dass man sich hüten muss, Formen mit geringerer Entwicklung eines Merkmals einfach als Vorfahren anderer, die dieses Merkmal höher entwickelt haben, zu betrachten. Es sollte immer mit einem ganzen Strauss von Entwicklungslinien gerechnet werden. Ein weiteres Beispiel hierfür scheint der Mesostylsporn am M_3 sup. von *C. sansaniensis* zu sein, den Schaub (1925, S. 11) als altertümliches Merkmal betrachtet. Seiner Ansicht nach spricht dieser Sporn für die Altertümlichkeit der Zähne von Rümikon, wo er stark ausgebildet ist, gegenüber denjenigen von La Grive, welchen er meist fehlt. Demnach wäre also *C. hagni* von Anwil, dem dieser Sporn fast nie fehlt, in dieser Beziehung noch primitiver als die Form von Rümikon!

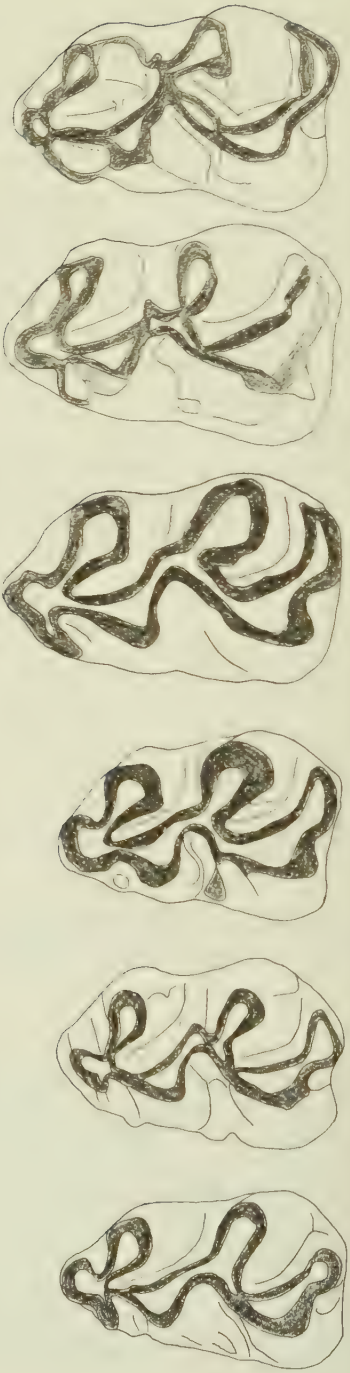
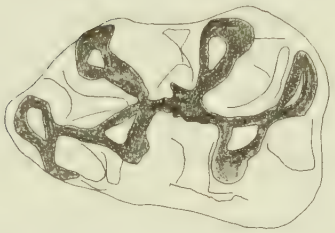


Abb. 116

Vergleich der ersten Molaren der linken Mandibelhälfte verschiedener Formen von *Cricetodon*.

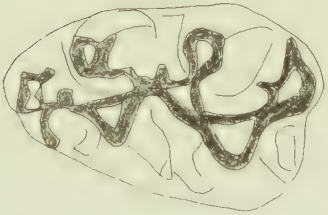
1 *C. hagni* von Anwil, Al. 405
2 *C. lavocati* von Hostalets (Katalonien), Spa. 98
3 *C. sansaniensis* von La Grive, G. A. 6996
4 *C. decedens* aus dem Vindobonien von Hostalets (Katalonien), Spa. 103
5 *C. decedens* aus dem Pontien von Hostalets (Katalonien), Spa. 101 (invers)
6 *C. decedens* von Montredon (Aude), A. Mo. 472

7



8

9



10

11

Abb. 116

7 *Cricetodon* spec. von Anwil, Al. 406
8 *C. sansaniensis* von Sansan, Ss. 6712
9 *C. sansaniensis* von Zeglingen (BL), O. S. M. 1113
10 *C. sansaniensis* von Rümikon (ZH), O. S. M. 369
11 *C. sansaniensis* von Schwamendingen (ZH), O. S. M. 52

15:1

Paraconussporn aufweisen (vgl. Abb. 115, 9). Trotz der Dürftigkeit des Materials glaube ich, damit den Schluss wagen zu können, dass die Zähne von Zeglingen evoluierter sind als die von Sansan.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Gattung *Cricetodon* auf Grund der besprochenen Merkmale einige Anhaltspunkte für eine feinere Unterteilung des «Oberen Vindoboniens» der Schweizer Fundstellen liefern kann. Da sich die einzelnen Autoren hinsichtlich der Zuordnung der Fundstellen zu bestimmten Stufen wie etwa Helvétien, Tortonien und Sarmatien stark widersprechen, und abgesehen davon die Stratotypen dieser drei Stufen nur marin definiert sind und somit eine Parallelisierung mit kontinentalen Schichten sehr spekulativ ist, möchte ich mich nicht auf diese Begriffe festlegen und lediglich versuchen, das relative Alter der verschiedenen Fundstellen zueinander herauszuarbeiten.

Die Fundstelle von Anwil ist bestimmt jünger, als bisher allgemein angenommen wurde. Sie galt bis anhin meist als gleichalterig mit dem klassischen La Grive. Meine Untersuchungen an der Gattung *Cricetodon* deuten eher auf ein etwas jüngeres Alter. Bestärkt werde ich in meiner Meinung durch die Tatsache, dass FAHLBUSCH die Fundstelle von Giggenhausen, neben Anwil bisher die einzige, an der *C. hagni* gefunden worden ist[1], ins oberste Sarmat stellt. Jedenfalls ist Anwil die jüngste von den Fundstellen der oberen Süsswassermolasse der Schweiz, von denen eine einigermassen ausreichende Zahl Fundstücke bekannt ist, um damit Stratigraphie zu treiben. Vergleiche der übrigen Säugetierarten von Anwil mit entsprechenden Formen anderer Schweizer Fundstellen scheinen diese Ansicht zu bestätigen (vgl. S. 343).

Wie sich die Fundstelle von Zeglingen altersmässig zu anderen Lokalitäten des Miozäns verhält, lässt sich nicht einfach sagen. Die oben diskutierten Merkmale von *Cricetodon* deuten mit ziemlicher Sicherheit auf ein grösseres Alter als jenes der Fundstelle Anwil[2]. In manchen Merkmalen gleicht *Cricetodon sansaniensis* von Zeglingen mehr als sonst eine Form jener von La Grive. Beispielsweise der einzige guterhaltene M_3 sup., den ich zur Verfügung habe, gleicht fast vollständig den ent-

[1] Von der Fundstelle Mammern am Untersee gibt es in der Basler Sammlung einen M_1 sup. mit stark entwickeltem Mesostylsporn und mit diesem in Verbindung tretendem Paraconussporn. Dieser Zahn scheint auch zu *C. hagni* zu gehören. Ein M_1 inf. von der gleichen Fundstelle belegt indessen eindeutig auch das Vorkommen von *C. sansaniensis*.

[2] HÜRZELER vermutete schon früher ein grösseres Alter der Fundstelle von Zeglingen vor allem auf Grund des Vorkommens von *Peratherium*.

sprechenden Zähnen von La Grive: Er hat keinen Mesostylsporn und kein selbständiges Schlusscingulum. Diese beiden Elemente sind bei den M_3 sup. anderer Fundstellen fast ausnahmslos vorhanden. Auch der Paraconussporn der oberen Molaren von Zeglingen entspricht in seinem Entwicklungsgrad etwa demjenigen von La Grive. Alle diese Merkmale lassen vermuten, dass Zeglingen altersmässig zwischen Sansan und La Grive zu stellen ist. Präzisere Schlüsse erlauben die Zeglinger Funde jedoch wegen ihrer Dürftigkeit nicht. Dagegen scheint es einigermassen sicher, dass die Fundstelle von Rümikon älter als diejenige von Sansan ist.

Die wenigen Zähne von *Cricetodon* aus Schwamendingen (vgl. Abb. 115, 11, und 116, 11) erlauben keine nähere Einstufung der Fundstelle, jedoch dürfte dieselbe nach meiner Meinung nahe bei Rümikon einzuordnen sein.

UNTERFAMILIE CRICETINAE Stehlin & Schaub 1951

TRIBUS PLATACANTHOMYINI Stehlin & Schaub 1951

Die systematische Stellung der *Platacanthomyini* ist stark umstritten. Ellermann und Simpson stellen sie zu den *Gliroidea*; Peters, Tullberg, Stehlin & Schaub betrachten sie als *Cricetinae*. Die Argumente von Stehlin & Schaub scheinen mir einleuchtend, weshalb ich ihrer Einteilung folge.

NEOCOMETES BRUNONIS Schaub & Zapfe 1953

Material: M_1 inf.: 2,24 × 1,40 mm
M_1 sup.: 1,84 × 1,28 mm
1,90 × 1,40 mm
M_3 sup.: 1,48 × 1,12 mm
1,42 × 1,24 mm
5 Einzelzähne

Neocometes ist zweifellos eines der seltesten Nagetiere des Miozäns. 1953 durch Schaub & Zapfe erstmals von Neudorf a. d. March beschrieben, wurde die Gattung seither auch an einigen anderen Orten gefunden: im Burdigalien/Helvétien des Vogelberges in Hessen (Tobien 1955), an einigen untermiozänen Fundstellen der Tschechoslowakei (Fejfar 1961, Čtyroký & Fejfar 1962, Čtyroký, Fejfar & Holý

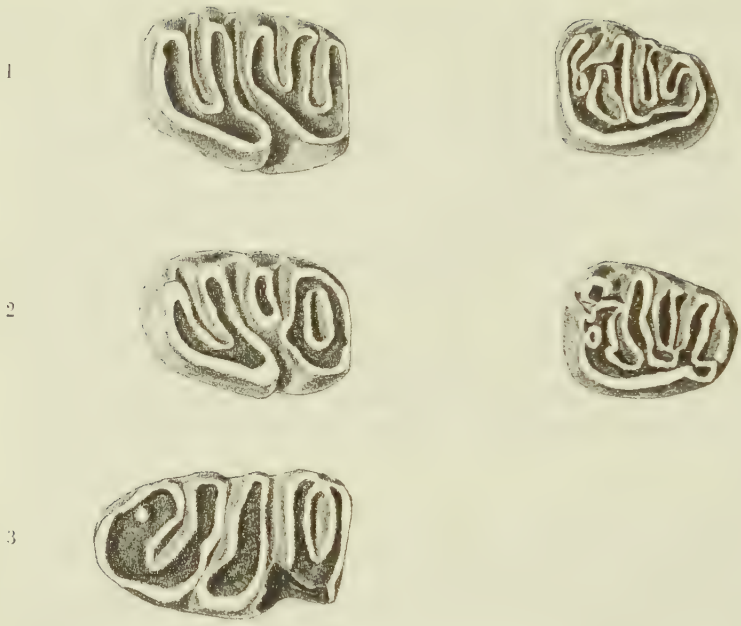


Abb. 117 *Neocometes brunonis* Schaub & Zapfe von Anwil.
1 M_1 sup. sin. (invers), Al. 420, und M_3 sup. sin., Al. 424
2 M_1 sup. sin. (invers), Al. 419, und M_3 sup. sin. (invers), Al. 423
3 M_1 inf. sin. (invers), Al. 422 15:1

1964), in den burdigalen Spalten von Erkertshofen bei Eichstätt (Fahlbusch 1966) und schliesslich in Vieux Collonges (Hugueney & Mein 1968). Die Spaltenfüllungen von Erkertshofen zeigen das bis jetzt reichste Vorkommen von *Neocometes*. An allen anderen Fundstellen, einschliesslich Neudorf, ist *Neocometes* selten. Mit 5 Einzelzähnen und 3 Zahnfragmenten gehört *Neocometes* auch in Anwil zu den ausgesprochenen Seltenheiten.

Diagnose und Beschreibung: Vgl. Schaub & Zapfe 1953 (S. 198–204)

Beziehungen

Bis heute sind erst zwei Arten von *Neocometes* beschrieben worden: *N. brunonis* von Neudorf und *N. similis* von Erkertshofen. Mit *N. brunonis* zeigt die Form von Anwil sehr grosse Übereinstimmung. Prinzipielle Unterschiede zeigen sich weder in der Morphologie der Zähne noch in ihrer Grösse (vgl. Abb. 118). Einzig einen Unterschied graduellerArt glaube ich zu erkennen, dem jedoch in Anbetracht der Spärlichkeit des Materials keine zu grosse Bedeutung beigemessen werden darf: Die

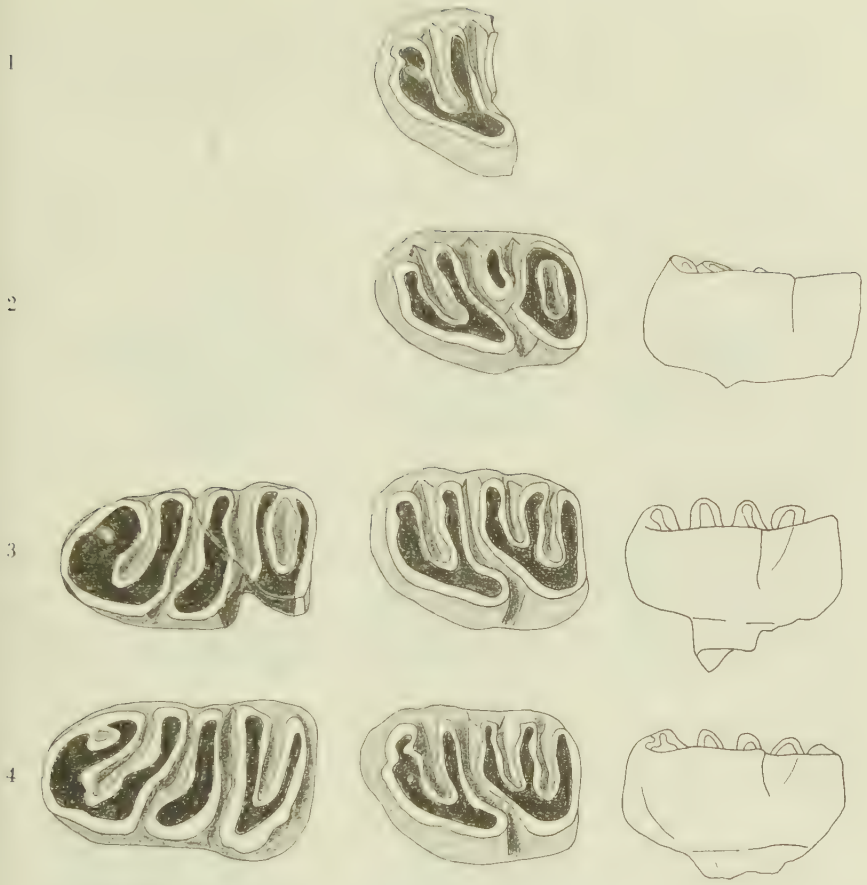


Abb. 118 Vergleich des Anwiler *Neocometes* (1–3) mit der Typusform von Neudorf a. d. March (CSR) (4).
1 Fragment eines M_1 sup. sin., Al. 421, von Anwil
2 M_1 sup. sin. (invers), Al. 419, von Anwil (von occlusal und lingual)
3 M_1 inf. sin. (invers), Al. 422, und M_1 sup. sin. (invers), Al. 420 (von occlusal und lingual), von Anwil
4 M_1 inf. sin. der Typusmandibel, O. E. 307, und M_1 sup. sin. (invers), O. E. 90 (von occlusal und lingual), von Neudorf 15:1

vorderste Aussensynklinale des M_1 sup. – nach Schaub & Zapfe die Synklinale Ia – scheint an den Anwiler Stücken bei gleich starker Abkauung schwächer ausgebildet als bei den Neudorfer Zähnen. Ich weise auf diesen Unterschied hin, weil mir aufgefallen ist, dass die M_1 sup. von Erkertshofen, nach den Abbildungen Fahlbuschs zu schliessen, diese

erste Aussensynklinale in noch stärkerem Masse zeigen als die entsprechenden Zähne von Neudorf. Möglicherweise handelt es sich bei dieser Synklinale um ein Element, das in Rückbildung begriffen ist. Endgültiges darüber lässt sich erst sagen, wenn ein reichlicheres Material von *Neocometes* bekannt ist.

Ein M_1 sup. von Anwil (Abb. 117, 2), der auch durch seine geringe Grösse auffällt, zeigt eine Besonderheit, die ich an keinem Exemplar von Neudorf und Erkertshofen beobachten konnte: Die 4. Antiklinale – also der Mesoloph – hat keine Verbindung mit dem Hypoconus. Bei den M_1 sup. von Neudorf und Erkertshofen scheint es eher die 5. Antiklinale zu sein, die zu Besonderheiten wie Unterbrechungen und Variabilität in der Art der lingualen Verbindung neigt.

Neocometes similis von Erkertshofen zeigt nach Fahlbusch, verglichen mit der Art von Neudorf, keine prinzipielle morphologische Differenz und unterscheidet sich von dieser (und somit auch von der Anwiler Form) hauptsächlich durch ihre kleineren Dimensionen.

Als nächste lebende Verwandte von *Neocometes* sind zweifellos *Platacanthomys lasiurus* aus Indien und *Typhlomys cinereus* aus Südostchina zu betrachten. Diese beiden Formen sollen ausschliesslich auf Bäumen leben. Mit einiger Wahrscheinlichkeit darf man deshalb wohl annehmen, dass auch *Neocometes* ein Baumbewohner war.

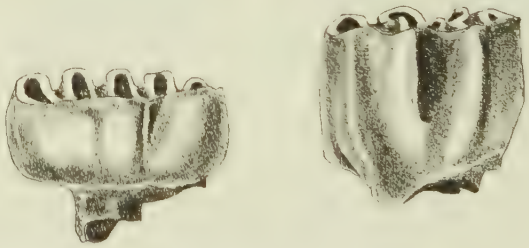


Abb. 119 Vergleich der Kronenhöhe des M_1 sup. von *Neocometes* (links, Al. 420) und *Anomalomys* (rechts, Al. 425) 15:1

UNTERFAMILIE ANOMALOMYINAE Stehlin & Schaub 1951

ANOMALOMYS GAUDRYI Gaillard 1900

Material: 19 Einzelzähne
6 Fragmente

Diagnose: Vgl. Gaillard 1900 (S. 191-192), Viret & Schaub 1946 (S. 348).

Abb. 120 *Anomalomys gaudryi* Gaillard von Anwil.
1 M_1–M_3 sup. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 425, M_2: Al. 426, M_3: Al. 427
2 M_1–M_3 inf. sin. (zusammengesetzt); M_1: Al. 431, M_2: Al. 429, M_3: Al. 430
15:1

Die Zähne von *Anomalomys* zeigen auf den ersten Blick mit jenen der weiter oben beschriebenen Gattung *Neocometes* einige Ähnlichkeit, insbesondere was die flache Kaufläche betrifft. Ein Vergleich der Molaren der beiden Gattungen in der Seitenansicht schliesst jedoch jede Verwechslung aus (vgl. Abb. 119), da die Zähne von *Anomalomys* viel stärker hypsodont sind als die von *Neocometes*. Im Gegensatz zu *Neocometes* stellt *Anomalomys* an obermiozänen und pliozänen Fundstellen keine Seltenheit dar, ist allerdings auch nirgends besonders häufig. Die Funde von *Anomalomys* in Anwil sind die ersten Dokumente für die Existenz dieser Gattung in der Schweiz.

Beziehungen

Zum Vergleich standen mir zahlreiche Kieferstücke und Einzelzähne von La Grive und Neudorf und auch einige von Steinheim und Can Llobateres zur Verfügung.

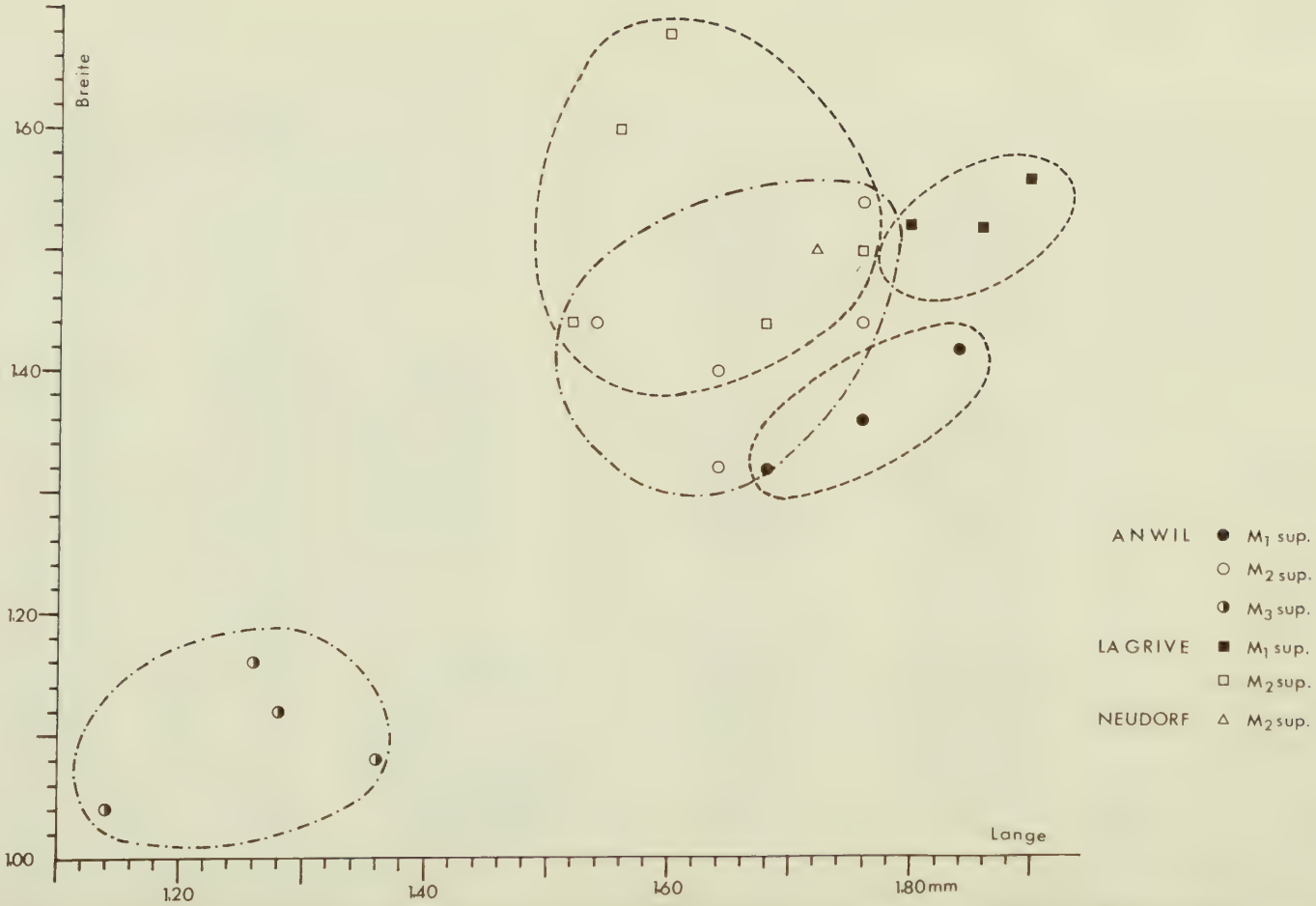


Diagramm 37 Die oberen Molaren von *Anomalomys gaudryi* GAILLARD aus Anwil, La Grive und Neudorf im Grossenvergleich.

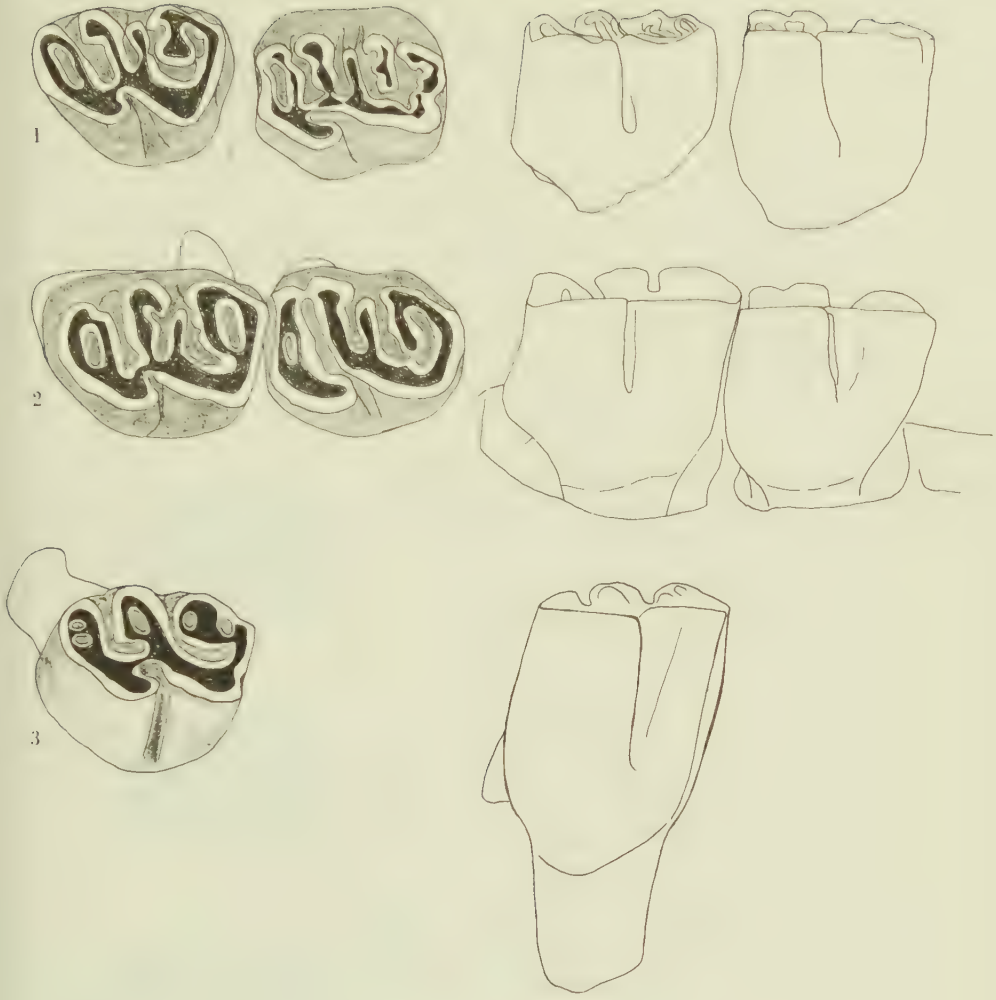


Abb. 121 Vergleich der oberen Molaren von *Anomalomys gaudryi* aus Anwil und La Grive sowie *Anomalomys gaillardi* VIRET & SCHAUB aus Can Llobateres.
1 *A. gaudryi* von Anwil, M_1 und M_2 sup. sin., Al. 425 und Al. 426 (von occlusal und lingual)
2 *A. gaudryi* von La Grive, M_1–M_2 sup. sin., G. A. 4841 (von occlusal und lingual)
3 *A. gaillardi* von Can Llobateres. M_1 sup. sin. (invers). C. Ll. 22 (von occlusal und lingual) 15:1

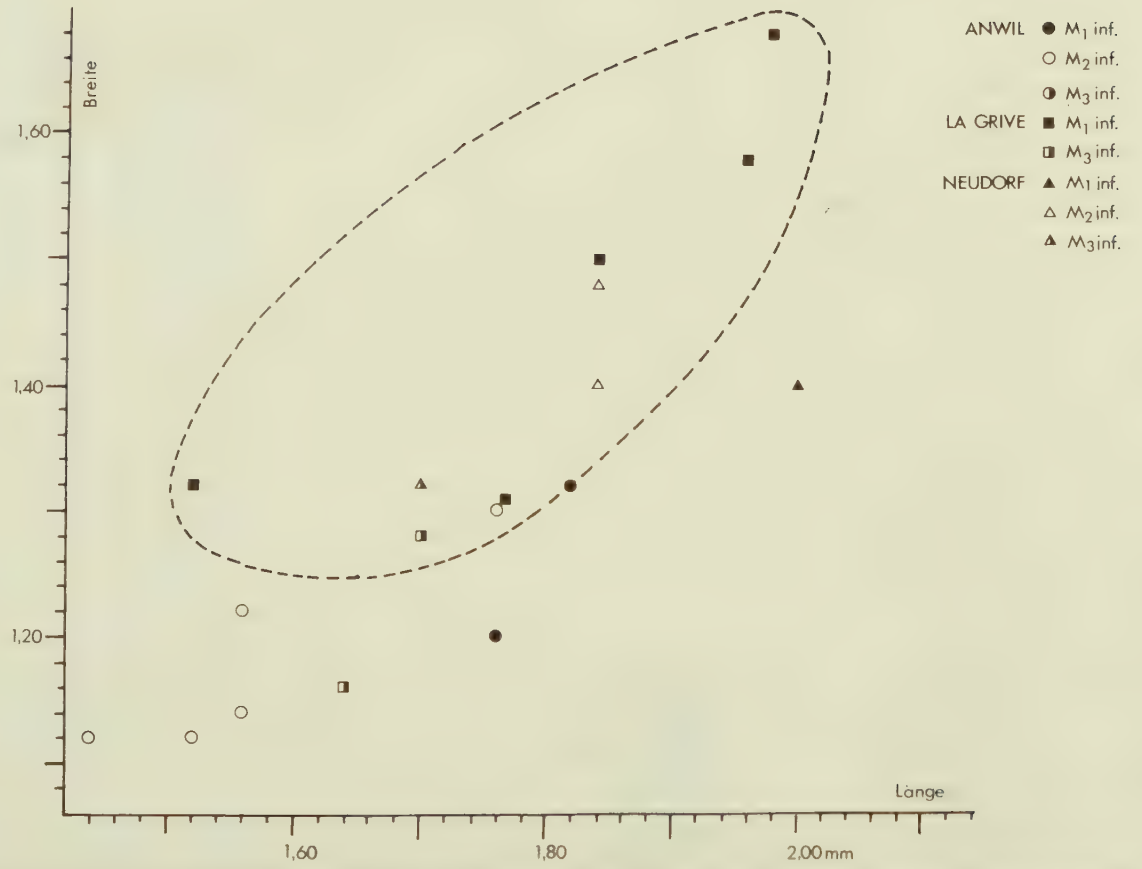


Diagramm 38 Die unteren Molaren von *Anomalomys gaudryi* GAILLARD aus Anwil, La Grive und Neudorf im Grossenvergleich.

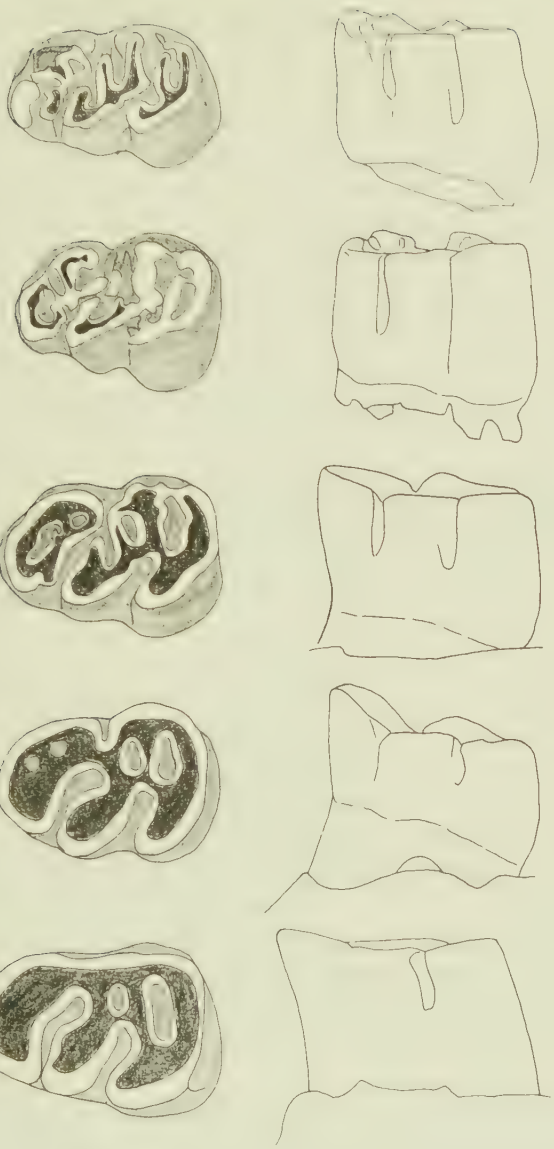


Abb. 122 Vergleich der ersten Molaren der linken Mandibelhälfte von verschiedenen *Anomalomys*-Formen.
1 *A. gaudryi* von Anwil, Al. 428
2 *A. gaudryi* von Anwil, Al. 431
3 *A. gaudryi* von Neudorf a. d. March, O. E. 101 (invers)
4 *A. gaudryi* von La Grive, G. A. 1866
5 *A. gaillardi* von Can Llobateres, C. Ll. 23 15:1

Ein Vergleich erweist sich zum Teil allerdings als recht schwierig, da sich das Bild der Kaufläche mit der Abkauung ausserordentlich stark verändert.

Die in Anwil gefundenen Zähne stimmen morphologisch weitgehend mit *Anomalomys gaudryi* aus La Grive und Neudorf überein (vgl. Abb. 121, 2, und 122, 3 und 4). Ein Punkt, in dem sich vielleicht ein Unterschied zeigt, ist die Länge des M_3 sup. Dieser Zahn ist bei *Anomalomys* von Anwil ziemlich schmal und deutlich länger als breit (vgl. Abb. 120, 1). Leider steht mir zum Vergleich weder von La Grive noch von Neudorf ein M_3 sup. zur Verfügung. Ich kann mich deshalb lediglich auf die Abbildung in VIRET & SCHAUB (1946, S. 343 und 346) stützen. Die dort abgebildeten Zähne scheinen wesentlich stärker reduziert und zeigen eine der Länge annähernd gleiche Breite. Grössenmässig scheinen die Anomalomyszähne von Anwil etwas hinter jenen von La Grive und Neudorf zurückzustehen (vgl. Diagramme 37 und 38).

Verglichen mit der pliozänen Art *A.gaillardi* zeigt die Anwiler Form deutliche Unterschiede (vgl. Abb. 121, 3, und 122, 5). Neben den grösseseren Dimensionen und der stärkeren Hypsodontie von *A.gaillardi* sind es vor allem die dritten oberen Molaren, die sich unterscheiden: Im Gegensatz zu *A.gaudryi* besitzt *A.gaillardi* am M_3 sup. eine deutliche Innenbucht. Umgekehrt fehlt *A.gaillardi* die vordere Aussenbucht, die bei *A.gaudryi* auch noch in stark abgekautem Zustand deutlich zu erkennen ist. Diese Unterschiede an den M_3 sup. scheinen mir die beiden sichersten Merkmale für die Unterscheidung der beiden Arten. Denn die Stärke der Hypsodontie lässt sich bei verschieden stark abgekauten Zähnen nur schwer vergleichen. Und die Vereinfachung der Struktur bei *A.gaillardi*, auf die VIRET & SCHAUB (1946) wiederholt hinweisen, scheint nur für stark abgekaute Zähne zu stimmen. Denn wie mir ein relativ frischer Zahn von Can Llobateres zeigt, weisen die Zähne von *A.gaillardi* in wenig abgekautem Zustand die gleiche Kompliziertheit auf wie *A. gaudryi*, nur verschwinden einzelne Elemente mit der Abkauung wohl rascher.

Verbreitung von *Anomalomys*

A.gaudryi: La Grive
Neudorf
Oppeln
Steinheim a. Albuch
Grosslappen
San Quirico
Anwil

A.gaillardi: Can Llobateres
Montredon
Mollon *(A.cf.gaillardi)*

ORDNUNG LAGOMORPHA Brandt 1855

In der Fauna von Anwil sind sämtliche drei Hasenarten, die aus dem Obermiozän Europas bekannt sind, vertreten: *Prolagus oeningensis* König, *Lagopsis verus* Hensel und *Amphilagus fontannesi* Depéret. Alle drei gehören zur Familie der Ochotoniden, von der auch gegenwärtig noch Vertreter in Asien und Nordamerika (Gattung *Ochotona*) leben. Stehlin hatte bereits 1914 in seiner Übersicht über die Säugetiere der Schweizer Molasse das Vorkommen von *Prolagus* und *Amphilagus* in Anwil erwähnt.

FAMILIE OCHOTONIDAE Thomas 1897

Die *Ochotonidae* (Pfeifhasen) unterscheiden sich von den eigentlichen Hasen *(Leporidae)* durch ihre kurzen Ohren und Hinterbeine, durch ihr vollständiges Schlüsselbein und durch die Tendenz zur Reduktion der hinteren Molaren. Die Familie ist in Europa seit dem Oberoligozän bekannt.

PROLAGUS OENINGENSIS (König 1825)

Synonyme: *Anoema oeningensis* König 1825
Lagomys meyeri Tschudi 1845
Lagomys sansaniensis Lartet 1851
Prolagus sansaniensis Pomel 1853
Myolagus meyeri Hensel 1856
Archaeomys steinheimensis Fraas 1862
Prolagus meyeri Depéret 1887
Prolagus oeningensis Major 1898

Material: Mand. sin. P_3–M_1 (Länge 5,0 mm
Mand. sin. P_3–M_2 (Länge 7,5 mm)
Max. sin. P_3–M_1 (Länge 4,4 mm)
279 Einzelzähne
160 Fragmente
Max. dext. P_2–M_2 (Länge 7,3 mm)
Max. sin. P_3–M_2 (Länge 5,8 mm)

Prolagus oeningensis ist an den Fundstellen des Obermiozäns keine Seltenheit. Dieses Tier tritt an den meisten Fundorten auf und übertrifft mancherorts – etwa in Steinheim – zahlenmässig alle anderen Säugetiere. Im ganzen gesehen darf *P. oeningensis* wohl als das häufigste Säugetier des Obermiozäns überhaupt gelten.

Wie man aus der bei weitem nicht vollständigen Synonymliste ersehen kann, ist diese Art schon so eingehend bearbeitet worden, dass sich weitere Beschreibungen erübrigen. Anfänglich habe ich geglaubt, gerade

weil die Art so gut untersucht und von so vielen Fundstellen bekannt ist, könne man innerhalb des Obermiozäns eventuell verschiedene Entwicklungsstufen von *P. oeningensis* feststellen, mit deren Hilfe sich etwas über das relative Alter der einzelnen Fundstellen zueinander aussagen liesse.

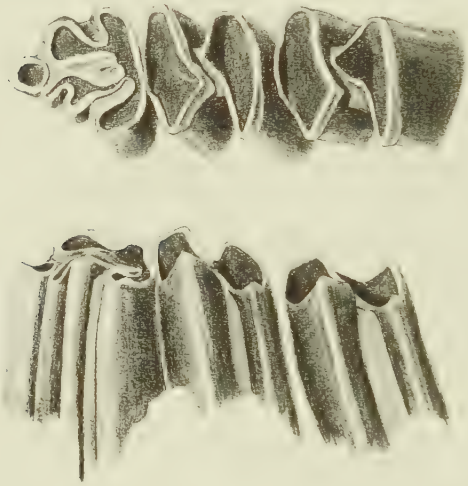


Abb. 123 *Prolagus oeningensis* (KÖNIG) von Anwil. Mand. sin. P_3 M_1. Al. 433 (von occlusal und labial) 12:1

Obwohl die Entwicklungsreihe der *Prolagus*-Gruppe, angefangen beim oberoligozänen *Piezodus* bis zum quartären *Prolagus sardus*, beispielhaft ist (vgl. HÜRZELER 1962, TOBIEN 1963), scheint sich die Gruppe für eine stratigraphische Feineinteilung weniger zu eignen.

Dies mag einesteils darauf zurückzuführen sein, dass sich relativ kurze Zeiträume in der Zahnmorphologie zu wenig widerspiegeln; anderseits haben offenbar mehrere Aufspaltungen der Linie stattgefunden, die sich im Pliozän und Quartär recht deutlich abzeichnen, die aber vielleicht schon im Obermiozän vorhanden, aber nicht sicher voneinander unterscheidbar sind.

Zum Anwiler *Prolagus* lässt sich sagen, dass die Zahnmorphologie innerhalb der Population, verglichen mit den Formen anderer Fundstellen – etwa Vieux Collonges (Abb. 125, 8 und 9), Sansan (Abb. 125, 10 und 11) und Montredon (Abb. 125, 12 und 13) –, sehr konstant ist.

Gerade beim charakteristischen vordersten unteren Prämolaren (P_3), der oft beträchtlichen Variationen innerhalb der gleichen Population unterliegt, lässt sich unter 61 gut erhaltenen Exemplaren nur ein einziges aberrantes finden, bei dem der Vorderpfeiler nicht isoliert, sondern mit dem Mittellobus auf der Labialseite verbunden ist (Abb. 125, 1). Der Sporn an der Vorderseite des Hinterlobus am P_3 inf. ist bei den Anwiler

Abb. 124 *Prolagus oeningensis* von Anwil. D_3 und D_4 inf. sin., Al. 439 und Al. 440 (von occlusal und labial) 12:1

Stücken im Durchschnitt kräftiger ausgebildet als bei den Exemplaren von Sansan, wo er manchmal ganz fehlt (vgl. Abb. 125, 10). Eine ähnliche Konstanz in der Zahnmorphologie scheint auch *P. oeningensis* von La Grive (vgl. Abb. 125, 6 und 7) aufzuweisen: Nach Mein (1958) weichen von 350 P_3 inf. von La Grive nur 4 vom normalen Bau ab. Sowohl in dieser Beziehung wie auch in der Grösse stimmen die Formen von La Grive und Anwil sehr gut überein. Auch in der Reduktion der Altstrukturen und der Entwicklung der Innensynklinale zeigen die beiden Formen ungefähr den gleichen Entwicklungsstand. Wirkliche Unterschiede konnten auch aufgrund des ansehnlichen Materials beider Fundstellen nicht ausgemacht werden.

Bereits Stromer (1928) ist aufgefallen, dass *Prolagus* an osteuropäischen Fundstellen des Obermiozäns, etwa in Oppeln oder an den steirischen Fundorten, fehlt. Besonders eigenartig mutet es an, dass in den Spaltenfüllungen von Neudorf bisher nicht ein einziger Rest eines Lagomorphen gefunden worden ist. Dieses Fehlen mag ökologische Gründe haben; manche Autoren sehen in *Prolagus* ein Tier, das immer in Was-

Abb. 125 Der zweithinterste Prämolar der linken Unterkieferhälfte verschiedener Formen von *Prolagus oeningensis*.
1– 5 Anwil (Al. 434, Al. 435, Al. 436, Al. 437, Al. 438)
6– 7 La Grive (G. A. 6824 und G. A. 6823 (invers)
8– 9 Vieux Collonges (V. C. 2506 und V. C. 2493)
10–11 Sansan (Ss. 6713 und Ss. 6714)
12–13 Montredon (Aude) (A. Mo. 969 und A. Mo. 224) 12:1

sernähe lebte. Im Fall von Neudorf ist dieser letztere Grund für das Fehlen dieser Gattung nicht auszuschliessen, da man für diese Fundstelle zur Zeit des Obermiozäns ein sehr trockenes Klima annimmt. Das Fehlen von *Prolagus* in Oppeln jedoch, wo zur Zeit der Ablagerung bestimmt reichlich Wasser vorhanden gewesen ist (sind doch nicht weniger als drei Biberarten gefunden worden), deutet eher darauf hin, dass sich das Verbreitungsgebiet zu jener Zeit nicht so weit östlich erstreckt hat.

LAGOPSIS VERUS (HENSEL 1856)

Synonyme: *Lagomys oeningensis* H. VON MEYER 1836
Lagomys verus HENSEL 1856
Titanomys oeningensis H. VON MEYER 1870
Lagomys (Lagopsis) oeningensis SCHLOSSER 1884
Lagomys (Lagopsis) verus SCHLOSSER 1884
Lagopsis verus MAJOR 1899

Material: Max. dext. P_3–M_2 (Länge 8,4 mm)
Max. dext. P_3–M_1
Mand. dext. P_3–M_1 (Länge 6,4 mm)
14 Einzelzähne
3 Fragmente

Wie an den meisten Fundstellen steht auch in Anwil *Lagopsis* zahlenmässig hinter *Prolagus* weit zurück. Im Gegensatz zu *Prolagus* besitzt *Lagopsis* noch einen rudimentäten dritten unteren Molaren. Ferner unterscheidet sich *Lagopsis* von der vorher beschriebenen Art durch seine etwas grösseren Dimensionen, seine Prämolaren, besonders den vordersten des Unterkiefers (P_3), der keinen isolierten Vorderpfeiler zeigt (vgl. Abb. 126 und 127) und durch den Verlust der Altstrukturen (TOBIEN) an den oberen Molaren.

Beziehungen

Der vordere untere Prämolar von Anwil zeigt, wie der entsprechende Zahn der Form aus La Grive (vgl. Abb. 127, 5 und 6), meist eine Einbuchtung vorn am Vorderpfeiler (nach TOBIEN soll auch die Form von Steinheim diese Einbuchtung besitzen). Die vordere Innenbucht am P_3 inf. dringt, soweit man aus dem spärlichen Material (4 Exemplare) schliessen kann, bei der Anwiler Form tiefer in die Kaufläche ein als bei der Form aus La Grive (vgl. Abb. 127, 1, 3 und 4). Durch diese Einbuchtung und diejenige am Vorderpfeiler unterscheiden sich die Formen von Anwil und La Grive deutlich von den älteren aus Rümikon und Schwamendingen: Diese letzteren zeigen am besagten Prämolaren keine Spur einer Bucht vorn am Vorderpfeiler und die vordere Innen-

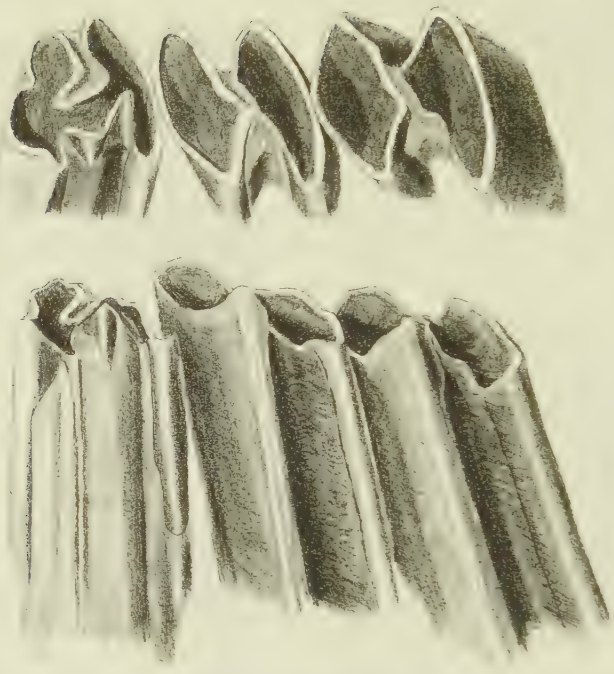


Abb. 126 *Lagopsis verus* (Hensel) von Anwil, Mand. sin. (invers). P_3–M_1. Al. 441 (von occlusal und labial) 12:1

bucht ist, wenn überhaupt vorhanden, nur ganz schwach ausgebildet (vgl. Abb. 127, 9–11). Zu diesen Unterschieden kommt noch die geringere Grösse der beiden Formen aus Schwamendingen und Rümikon.

Die ebenfalls sehr kleine Form von Zeglingen, die von Tobien ins Helvétien gestellt wurde, weist nur Andeutungen dieser vorderen Einbuchtung auf (Abb. 127, 7).

Lagopsis verus von Vermes, ungefähr gleich gross wie die Form aus Anwil, besitzt am P_3 inf. nur eine schwach ausgebildete vordere Innenbucht. Die Einbuchtung vorn am Vorderpfeiler fehlt ganz (vgl. Abb. 127, 8).

Diese Befunde sowie Vergleiche mit noch älteren *Lagopsis*-Formen, etwa von Estrepouy und Vieux Collonges, zeigen, dass sich der vordere untere Prämolar im Laufe der Zeit zunehmend kompliziert, d. h. die Zahnstruktur wird durch zusätzliche Einbuchtungen immer mehr aufgegliedert. Damit einher geht eine deutliche Grössenzunahme.

Im Gegensatz zu *Prolagus* zeigt die Gattung *Lagopsis* eine wesentlich kürzere zeitliche Verbreitung: Sie tritt im Burdigalien auf und erlischt vor dem Pontien.

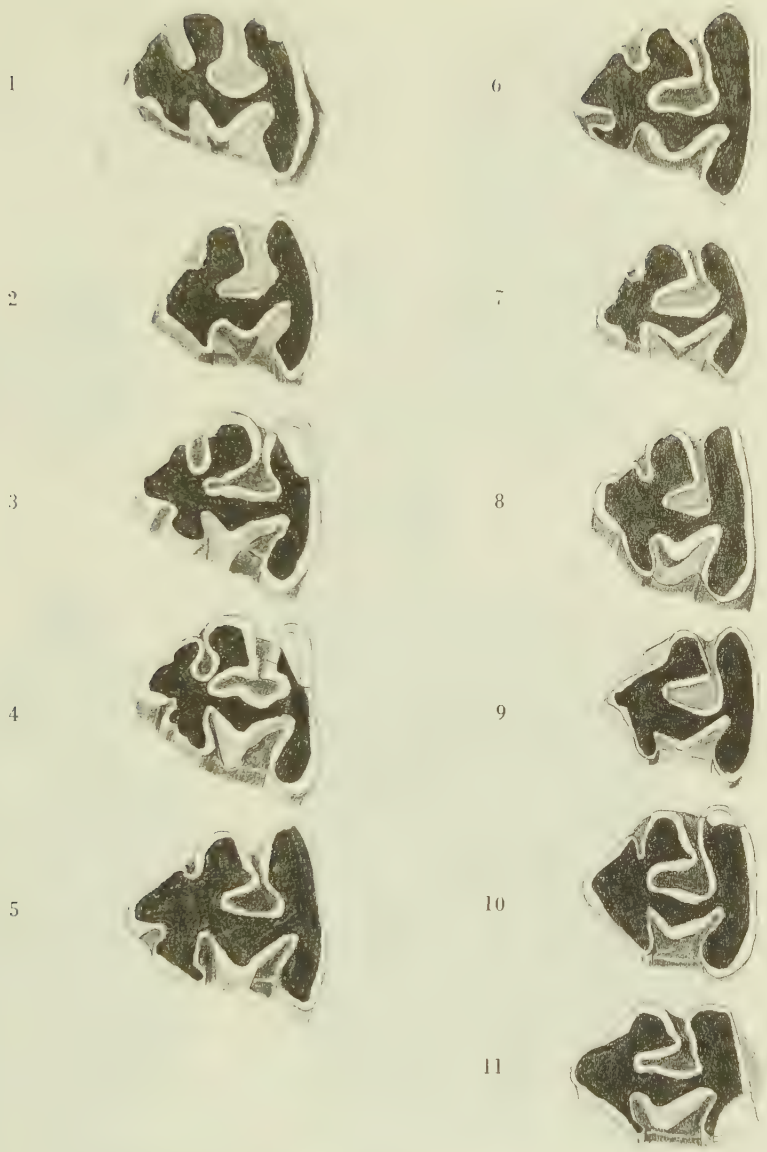


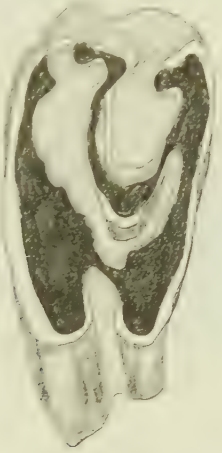
Abb. 127 Der zweithinterste Prämolar der linken Unterkieferhälfte verschiedener Formen von *Lagopsis verus*.
1– 4 Anwil (Al. 444, Al. 445, Al. 442, Al. 443)
5– 6 La Grive (G. A. 6928 [invers], G. A. 6997 [invers])
7 Zeglingen (BL) (O. S. M. 1242)
8 Vermes (BE) (O. S. M. 190)
9–10 Rümikon (ZH) (O. S. M. 704 [invers] und O. S. M. 475)
11 Schwamendingen (ZH) (O. S. M. 57) 12:1

Abb. 128 *Amphilagus fontannesi* (DEPÉRET) von Anwil.
1 P_4 sup. sin., Al. 449
2 derselbe Zahn von hinten gesehen
3 M inf. sin. (invers), Al. 450
4 derselbe Zahn von labial gesehen 12:1

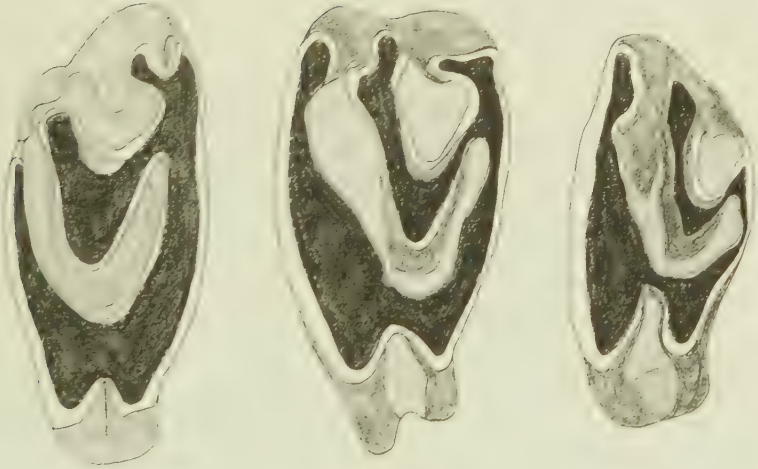
AMPHILAGUS FONTANNESI (DEPÉRET 1887)

Synonyme: *Lagodus fontannesi* DEPÉRET 1887
Titanomys fontannesi MAJOR 1899
Material: 50 Einzelzähne

Diagnose und Beschreibung: Vgl. MAJOR 1899, S. 444.



1



2

Abb. 129 *Amphilagus fontannesi.*
1 P_4 sup. sin. (invers), von Anwil, Al. 446
2 P_3–M_1 sup. sin. (zusammengesetzt), von La Grive, P_3: G. A. 2217, P_4 (invers): G. A. 4723, M_1: G. A. 1933 12:1

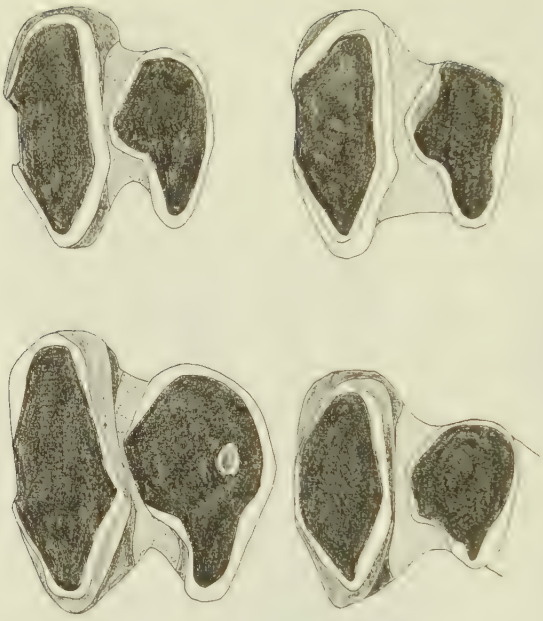


Abb. 130 *Amphilagus fontannesi.*
1 P_4 und M_1 inf. sin., von Anwil, Al. 447 und Al. 448
2 P_4 und M_1 inf. sin., von La Grive, 114b, Sammlung Lyon, und G. A. 468
12:1

Von den beiden oben behandelten Formen unterscheidet sich *Amphilagus* schon auf den ersten Blick deutlich durch den Besitz bewurzelter Backenzähne. Dabei sind die oberen Backenzähne auf der Lingualseite stärker hypsodont als auf der Labialseite, d. h. der Schmelz zieht sich auf der lingualen Seite stärker auf die Wurzeln hinunter als auf der labialen (vgl. Abb. 128, 2).

Bei den unteren Prämolaren und Molaren reicht der Schmelz auf der Labialseite weiter hinab als auf der lingualen. Allerdings ist dieser Unterschied bei den unteren Backenzähnen weniger ausgeprägt als bei den oberen. Durch diese vor allem für oligozäne Hasen charakteristische «Teilhypsodontie» erweist sich *Amphilagus fontannesi* als sehr altertümliche, primitive Art.

Ein weiteres altertümliches Merkmal, in dem sich *Amphilagus* von *Prolagus* und *Lagopsis* unterscheidet, ist die weitgehende Beibehaltung der Altstrukturen an den oberen Prämolaren und Molaren (vgl. Abb. 128, 1, und 129).

Leider stehen mir zum Vergleich nur einige Kieferfragmente und Einzelzähne von La Grive zur Verfügung (vgl. Abb. 129 und 130), der Fundstelle, von der diese seltene Art zuerst beschrieben wurde und am besten belegt ist. Mit diesen Stücken zeigen die Exemplare von Anwil sehr grosse Übereinstimmung, sowohl was die Grösse als auch was die Zahnmorphologie betrifft. Auffällig ist lediglich, dass die Variabilität bei den wenigen Stücken von La Grive grösser zu sein scheint als bei der wesentlich grösseren Anzahl Zähne, die mir von Anwil vorliegen. Diese Variabilität äussert sich in erster Linie in der Grösse, bei den Zähnen des Obergebisses vor allem im Verhältnis der Länge zur Breite.

Das Genus *Amphilagus* ist vom Oberoligozän bis ins Pontien bekannt, die Art *A. fontannesi* im Obermiozän und Unterpliozän (Pontien). Das bisher jüngste Vorkommen von *A. fontannesi* ist aus Can Llobateres bekannt.

ORDNUNG PERISSODACTYLA Owen 1848

FAMILIE EQUIDAE Gray 1821

ANCHITHERIUM AURELIANENSE (Cuvier 1825)

Material: 2 Kieferfragmente mit je 2 Zähnen
15 Einzelzähne

Dieses altertümliche Urpferd ist von den grösseren Säugetieren in Anwil die am besten belegte Form. Da Reste von *Anchitherium* an Fundstellen des Obermiozäns sehr häufig vorkommen und das Gebiss dieser Art deshalb zur Genüge bekannt ist, kann hier auf eine Beschreibung der Anwiler Reste verzichtet werden.

Auch für die Stratigraphie ist *Anchitherium aurelianense* nicht von besonderem Interesse, da die Art vom unteren Miozän (Burdigalien) bis ins Pontien vorkommt. Dabei unterscheiden sich zwar die älteren Formen von den jüngeren besonders in der Grösse recht beträchtlich. Für eine feinere Einteilung scheint die Art allerdings nicht brauchbar zu sein, lässt doch die Anwiler Form, verglichen etwa mit jenen von Sansan, La Grive und Steinheim, weder Unterschiede in der Zahnmorphologie noch in der Grösse erkennen.

Ökologisch gesehen ist *Anchitherium* insofern interessant, als es allgemein für eine typische Waldform gehalten wird. Darauf kann man vor allem aus den niederkronigen Zähnen dieses Tieres schliessen, die vorwiegend für das Kauen von Blättern geeignet scheinen. Sehr instruktiv ist in dieser Beziehung ein Vergleich mit den extrem hochkronigen Backenzähnen typischer Steppenbewohner, wie etwa *Hipparion* und *Equus*, deren Gebiss an eine wesentlich härtere Nahrung, etwa Gramineen, angepasst ist.

FAMILIE RHINOCEROTIDAE Owen 1845

RHINOCEROTIDE GEN. ET SPEC. INDET.

Material: 2 Molarenfragmente

Bei den ersten Funden, die in den Anwiler Süsswasser-Ablagerungen 1898 und 1899 von Dr. F. Leuthardt gemacht worden waren, handelt es sich um zwei Zahnfragmente von Rhinocerotiden. Diese beiden Stücke

stammen, im Gegensatz zum grössten Teil des Anwiler Fundmaterials, aus einer kleinen Kalkgrube östlich vom Hof «Birch». Seither kamen in Anwil keine Nashornreste mehr zum Vorschein.

Das eine Fragment ist ein Stück Aussenwand eines oberen Molaren. Beim anderen handelt es sich um einen stark beschädigten unteren Molaren, dessen Krone nahezu vollständig abgeschlagen ist. Seine Länge beträgt zirka 35 mm, woraus zu schliessen ist, dass er einer relativ kleinen Art, vielleicht etwa von der Grösse von *Dicerorhinus simorrensis* Lartet, gehört haben dürfte. Detailliertere Schlüsse lassen diese beiden Reste nicht zu.

ORDNUNG ARTIODACTYLA Owen 1848

UNTERORDNUNG SUIFORMES Jaeckel 1911
FAMILIE SUIDAE Gray 1821

UNTERFAMILIE LISTRIODONTINAE Simpson 1945

LISTRIODON SPLENDENS H. von Meyer 1846

Material: 1 M_3 inf. (32,5 × 21 mm)
1 I sup. ?
1 C sup. ?

Die im Obermiozän und Unterpliozän recht häufige Suidenart *Listriodon splendens* ist in Anwil durch einen dritten unteren Molaren belegt. Der Zahn zeigt die für diese Art charakteristischen Querjoche, im Gegensatz zu älteren *Listriodon*-Formen *(Bunolistriodon)*, die mehr bunodonte Molaren besitzen.

Zum Vergleich stehen mir entsprechende Zähne von Steinheim, Sansan, Simorre und Mehring bei Augsburg zur Verfügung. Mit diesen Zähnen, die untereinander sehr einheitlich sind, stimmt das Anwiler Exemplar sehr gut überein, besitzt jedoch eine etwas grössere Breite.

Ein Fragment eines oberen Suiden-Eckzahns stimmt sehr gut mit einem von Stehlin beschriebenen und abgebildeten oberen Canin eines weiblichen *Listriodon splendens* überein (1900, Tafel V, Fig. 2). Dieses Stück ist übrigens das einzige Säugetierfossil, das in der über der eigentlichen Fundschicht (Horizont 4–6, vgl. Profil im Anhang) gelegenen, blau-grauen Mergelschicht gefunden wurde. Ziemlich sicher wurde dieser Zahn aus den tieferen Schichten aufgearbeitet.

Ein Bruchstück eines oberen Incisiven scheint ebenfalls zu dieser Art zu gehören, zeigt es doch die bei dieser Art besonders stark ausgeprägte Zähnelung der Kanten.

Listriodon splendens gilt in ökologischer Hinsicht als typische Savannenform (vgl. Thenius 1956, S. 375; Hünermann 1968, S. 62), ähnlich dem heutigen Warzenschwein *(Phacochoerus)* Afrikas. Insofern bildet diese Art innerhalb der Anwiler Fauna, die sich zum grössten Teil aus typischen Waldformen zusammensetzt, einen Fremdkörper. Dieses Vorkommen stellt jedoch keinen Einzelfall dar. Auch in der Fauna von Melchingen, die sich als typische Waldfauna erweist, ist *L. splendens* vertreten.

Die Gattung *Listriodon* war im Miozän und unteren Pliozän Europas und Asiens weitverbreitet. Die Art *L. splendens* ist vom Obermiozän und Pontien Europas bekannt und gilt als gutes Leitfossil für ein «posthelvetisches» Alter.

SUIDE GEN. ET SPEC. INDET.

Ein einzelner oberer Prämolar, der mit ziemlicher Sicherheit von einem Suiden stammt, liess sich bei keiner der mir bekannten Suidenformen des Miozäns einordnen (vgl. Abb. 131). Von den meisten oberen Suiden-Prämolaren unterscheidet sich dieses Stück durch seine lange Aussenseite, seinen viereckigen Umriss und das sehr kräftige Innen-

Abb. 131 *Suide* gen. et spec. indet. von Anwil, P_4 sup. sin., Al. 457 3:1

cingulum. Ungewöhnlich ist auch der Abkauungsmodus: Die ganze Vorderhälfte (ich deute den Zahn als linken) ist schräg abgekaut, während die hintere Hälfte nur geringe Abkauungsspuren zeigt. Dass es sich ziemlich sicher um einen P_4 und nicht um einen P_3 handelt, wie man dem Umriss nach schliessen könnte, zeigt ein Blick auf die Kontaktfacetten an der Vorder- und Hinterseite: Während sich diese beim zu beschreibenden Stück ziemlich genau gegenüber liegen, wäre die vordere Kontaktfacette, handelte es sich um einen P_3, nach labial, die hintere nach lingual gerückt. Denn der P_3 sitzt bei den meisten Suiden-Arten mit seiner Querachse nicht senkrecht zur Kiefer-Längsachse, sondern etwas nach vorne schräg im Kiefer.

Dieser eigenartige Zahn besitzt zwei Aussenhügel, einen stärkeren vorderen (immer als linker Prämolar betrachtet!) und einen etwas schwächeren, jedoch deutlich ausgegliederten hinteren. Der Innenhügel zeigt etwa die gleiche Stärke wie der vordere Aussenhügel und ist mit diesem durch einen Grat verbunden.

Mit den Prämolaren verschiedener miozäner Suiden-Formen gezogene Vergleiche zeitigten keine positiven Ergebnisse:

- Der P_4 sup. von *Listriodon splendens* besitzt eine viel stärker gerundete Umrissform, einen wesentlich grösseren zentralen Trichter und ein auf der Lingualseite unterbrochenes Cingulum.
- Der P_4 sup. von *Conohyus simorrensis* zeigt eine kürzere Aussenseite, keinen zentralen Trichter, einen viel schwächeren hinteren Aussenhügel und kein Innencingulum.
- Der P_4 sup. von *Hyotherium soemmeringi* ist viel kleiner, im Vergleich zur Länge viel schmäler und besitzt keinen Verbindungsgrat zwischen Aussen- und Innenhügel.
- Der P_4 sup. von *Listriodon lockharti* ist massiger, hat einen stärker gerundeten Umriss, eine kürzere Aussenseite, ein schwächeres Innencingulum und einen weniger abgesetzten hinteren Aussenhügel.
- Der P_4 sup. von *Hyotherium palaeochoerus* zeigt eine kürzere Aussenseite, einen stärker gerundeten Umriss, weder Aussen- noch Innencingulum und zwei nahezu gleich starke Aussenhügel.

UNTERFAMILIE TETRACONODONTINAE Simpson 1945

CONOHYUS SIMORRENSIS (Lartet 1851)

Synonymliste: Vgl. Hünermann 1968, S. 37/38.

Material: 1 Fragm. P_3 sup.
1 P_4 sup., 14,0 × 17,6 mm
2 Fragm. P_4 sup.
1 M_1 sup., 17,8 × 16,3 mm
1 Fragm. M_1 sup.
2 M_2 sup., 19,5 × 19,3 mm, 21,6 × 19,6 mm
1 M_3 sup., 23,5 × 19,0 mm

Conohyus simorrensis, eine im Obermiozän ebenfalls sehr häufige Art, zeichnet sich gegenüber den meisten anderen Suidenformen durch sehr niederkronige Molaren mit gefälteltem Schmelz auf der Aussenseite und

vergrösserte, hochkronige P_1 und P_3 aus. Während sich isolierte Backenzähne der meisten Suiden nur sehr schwer bestimmen lassen, sind diejenigen von *C. simorrensis* weitgehend charakteristisch.

Die oberen Molaren zeigen niedrige Hügel mit vielen Abkauungsfacetten. Die einzelnen Hügel sind durch einschneidende Furchen voneinander getrennt. Der obere M_2 besitzt einen kräftigen Zwischenhöcker und je eine höckerartige Verdickung im Vorder- und Hintercingulum. Der Umriss des Zahnes ist nahezu rechteckig.

Der P_4 sup. besteht zur Hauptsache aus zwei sich gegenüberliegenden Hügeln, einem höheren labialen und einem niedrigeren lingualen. Am Aussenhügel ist hinter der Hauptspitze eine kleinere Nebenspitze sichtbar. Vorn und hinten besitzt dieser Prämolar breite Cingula, die sich jedoch nicht auf die Labial- und Lingualseite fortsetzen. Ein P_4 und das Fragment eines M_1 sup., die 1968 in Anwil gefunden wurden, stammen vom selben Individuum. Ziemlich sicher gehört auch ein M_2 sup. dazu, lag er doch in nächster Nähe der beiden anderen Zähne.

Ebenfalls zu einem einzigen Individuum gehören drei obere Molaren und das Fragment eines P_4, die 1965 von Herrn Dr. Mohler gefunden worden sind. Der M_1 ist deutlich kleiner als der M_2, vor allem kürzer. Beide besitzen stark gespreizte Wurzeln. Der M_3 zeigt gegenüber den beiden vorangehenden Zähnen im hinteren Teil einen zusätzlichen unpaaren Hügel. Seine hintere Partie ist stark verschmälert.

Zum Vergleich liegen mir unter anderem ein Maxillarfragment mit M_2 und M_3 von *C. simorrensis* aus der Braunkohle von Elgg (Kanton Zürich) vor. Die Anwiler Zähne stimmen mit diesem Stück morphologisch weitgehend überein, sind jedoch deutlich grösser. Ausserdem ist der Anwiler M_3 hinten wesentlich stärker verschmälert. Diesem Detail kommt allerdings keine systematische Bedeutung zu, da der M_3 als endständiger Zahn bekanntermassen grossen Variationen unterliegt (vgl. Hünermann 1968, Tafel I, Fig. 38, 42–47).

Der hinterste obere Prämolar von Anwil ist ein wenig grösser als mir vorliegende homologe Zähne von Steinheim und La Grive. Ausserdem ist die hinter der Hauptspitze gelegene Nebenspitze etwas deutlicher ausgegliedert als bei jenen.

Thenius (1952 und 1956) unterscheidet zwei Unterarten von *C. simorrensis*, die in verschiedenartigen Biotopen vorkommen sollen: *C. simorrensis simorrensis* als typische Waldform und *C. simorrensis steinheimensis* als Bewohner der Savannen. Leider gibt dieser Autor nur zwei sehr vage morphologische Merkmale für die Unterscheidung dieser beiden Rassen an: Bei der Savannenform sollen die Prämolaren weniger vergrössert

sein als bei der Waldform, während diese sich durch stärker brachyodonte Molaren auszeichnen soll. Auf Grund dieser Merkmale wage ich es nicht, die Anwiler Form einer der beiden Rassen zuzuordnen.

C. simorrensis hat etwa die gleiche stratigraphische Verbreitung wie *Listriodon splendens:* vom Obermiozän bis ins Unterpliozän (Pontien).

FAMILIE TAYASSUIDAE Palmer 1897

GENUS TAUCANAMO Simpson 1945
(= *Choerotherium* Lartet)

Die fossile Gattung *Choerotherium* Lartet wurde 1945 von Simpson in die neugeschaffene Gattung *Taucanamo* gestellt und der Familie der *Tayassuidae* (Pekaris oder Nabelschweine) einverleibt. Schon 1900 hob H. G. Stehlin, wohl der beste Kenner der fossilen und rezenten Schweineartigen, wiederholt die Ähnlichkeiten von *Choerotherium* mit *Dicotyles* (= *Tayassu*) hervor, die besonders in den Eckzähnen frappant ist, betonte jedoch, «dass alle diese Anklänge lediglich als Analogien zu betrachten sind».

TAUCANAMO PYGMAEUM (Depéret 1892)

Material: linke obere Zahnreihe P_4–M_3
rechte obere Zahnreihe C, P_4, M_2, M_3
alle Zähne vom selben Individuum

Anlässlich der Ausgrabung von 1968 in Anwil wurden auf sehr begrenztem Raum (zirka 900 cm²) 8 Oberkieferzähne von *Taucanamo* gefunden, die zweifellos vom selben Individuum stammen. Die oberen Molaren besitzen einen länglichen Umriss, sind deutlich länger als breit und zeigen zwei Hügelpaare, ein inneres und ein äusseres, die einander gegenüber liegen. Die beiden Innenwurzeln sind verwachsen. Der dreiwurzelige hinterste obere Prämolar besitzt nur einen Aussenhügel und einen etwas niedrigeren Innenhügel.

Die beste Übereinstimmung zeigen diese Zähne mit den entsprechenden von *T. pygmaeum* von La Grive und Steinheim. Gegenüber den Zähnen der Form von La Grive sind einige kleine Unterschiede zu beobachten: Letztere besitzen etwas stärkere Kerben zwischen den einzelnen Hügeln, und das Zentralhöckerchen ist deutlicher zu erkennen

als bei denjenigen von Anwil. Anderseits weisen diese ein kräftiges Höckerchen am inneren Zahnrand, zwischen den Innenhügeln, auf, wie ich es an keinem Zahn von La Grive beobachten konnte. An einigen M sup. von Steinheim ist ein solches Innenhöckerchen ebenfalls ausgebildet. Schliesslich scheint die Form von La Grive etwas kleiner zu sein

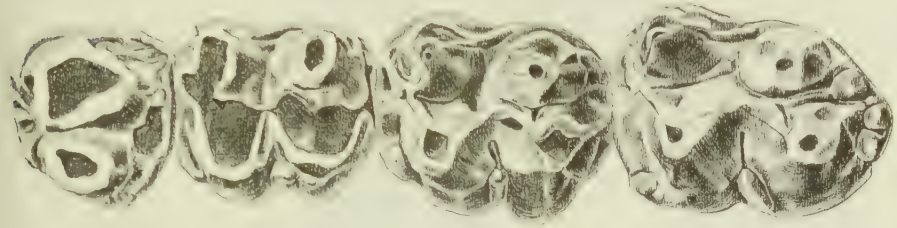


Abb. 132 *Taucanamo pygmaeum* (Depéret) von Anwil, Max. sin., P_4–M_3 sup. sin., Al. 451 3:1

als jene von Anwil. Inwieweit diese Unterschiede der individuellen Variation zuzuschreiben sind, lässt sich bei dem kleinen Material nicht entscheiden.

Der obere Canin, der zusammen mit den Backenzähnen gefunden wurde, ist sehr eigenartig (vgl. Abb. 133). Er ist nur schwach gebogen und seitlich flach abgeflacht. Vom Schmelz ist infolge der starken Abkauung nur je ein schwaches Band auf der Vorder- und auf der Hinterseite übrig geblieben. Die Schmelzkappe macht hinten eine scharfe Kante; die Vorderkante ist jedoch mehr abgerundet (vgl. Querschnitt Abb. 133c). Das Dentin ist gefurcht und bildet auf der Höhe der beiden Schmelzreste seitlich je eine wulstartige Verdickung, wobei die äussere deutlich mächtiger ist als die innere. An einer Bruchstelle nahe der Zahnspitze konnte ich mich überzeugen, dass die seitlichen Dentinwülste den Schmelz nur ganz geringfügig überlappen. Die Usurfläche an der Vorderseite des Zahnes erstreckt sich auch auf den äusseren Dentinwulst. Eine ganz ähnliche Erscheinung beschreibt Stehlin (1900, Tafel IV, Fig. 1 und 2) von den oberen Eckzähnen des männlichen *Palaeochoerus*.

Obwohl dieser Canin stark abgekaut ist, übertrifft er in den Dimensionen den von Stehlin abgebildeten Eckzahn von Steinheim (1900, Tafel V, Fig. 6) ganz beträchtlich und scheint selbst kräftiger als derjenige der grösseren Art von Sansan (vgl. Stehlin, Tafel V, Fig. 4). Stehlin kommt auf Grund der Einheitlichkeit der gefundenen Eckzähne von *Taucanamo* zum Schluss, dass sich in diesen kein Sexualdimorphismus

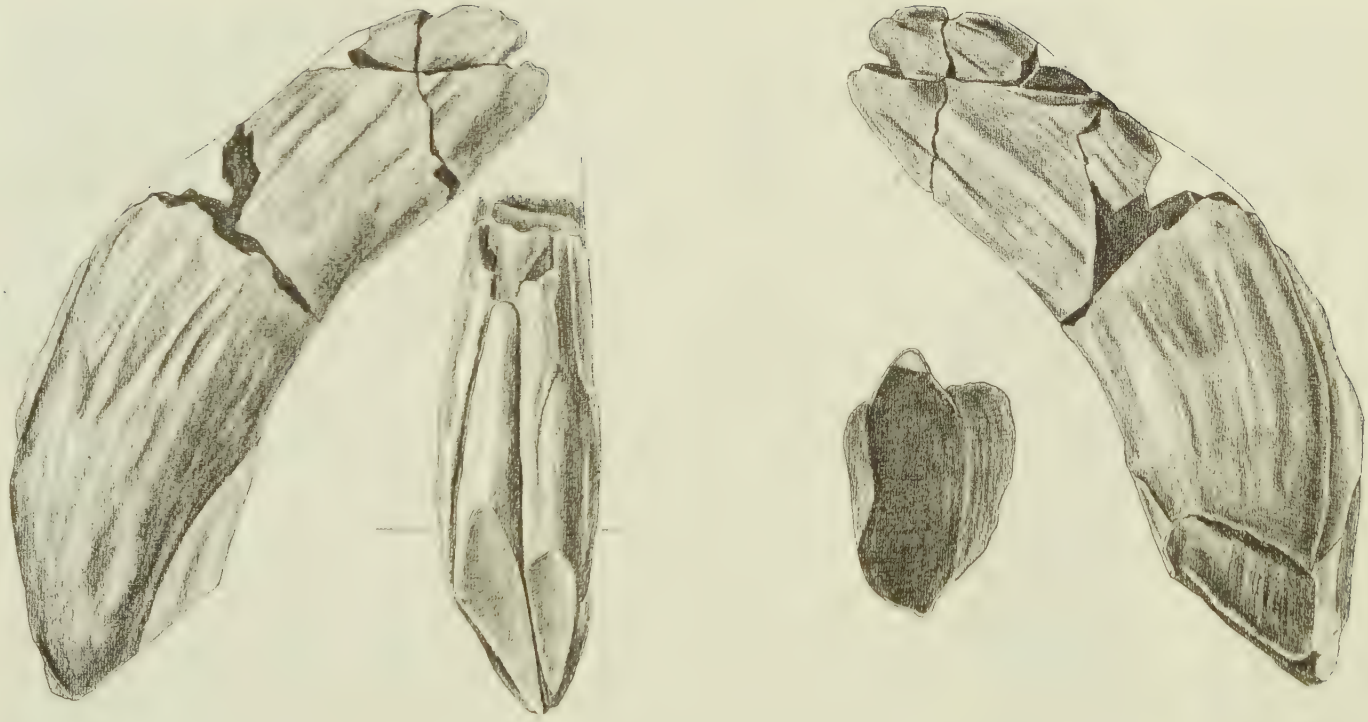


Abb. 133 *Taucanamo pygmaeum* von Anwil. C sup. sin., Al. 451 (zur Zahnreihe von Abb. 132 gehörig), von aussen (a), vorn (b), im Querschnitt (c) und von innen (d) 3:1

abzeichnet. Dieser grosse Zahn von Anwil wirft nun allerdings die Frage auf, ob sich bei einer Durchsicht des grossen Materials, das heute von *Taucanamo* bekannt ist, nicht doch Sexualunterschiede in den Eckzähnen feststellen lassen.

Von Sansan kennt man eine etwas grössere Art, *T. sansaniense* Lartet. Zu dieser Art sind die Beziehungen der Anwiler Form geringer. Ein deutlicher Unterschied zeigt sich im M_3 sup., der bei der Art aus Sansan stärker verlängert ist und einen reduzierten Metaconus besitzt, während letzterer bei der Anwiler Form gleich kräftig ausgebildet ist wie der Protoconus.

Taucanamo pygmaeum war im Miozän Europas recht häufig, ist aber ausser in Anwil in der Schweiz bisher nirgends gefunden worden. Die Art ist bekannt vom Helvétien bis ins Pontien.

UNTERORDNUNG RUMINANTIA Scopoli 1777

Auch für die Ruminantier gilt, was schon für andere Gruppen grösserer Säugetiere von Anwil gesagt wurde: Ihre Überreste wurden, verglichen mit jenen von Kleinsäugern, nur sehr selten gefunden. Daraus Schlüsse über die Seltenheit dieser Tiere zu ihren Lebzeiten zu ziehen, wäre voreilig, da wir es in Anwil bestimmt mit einer Thanatocoenose zu tun haben, die nur ein bedingt gültiges Bild der ehemaligen Lebensgemeinschaft vermittelt.

Isolierte Ruminantier-Zähne sind in vielen Fällen spezifisch nicht bestimmbar, da die Systematik dieser Unterordnung zum grossen Teil auf den Stirnfortsätzen, also Gehörn oder Geweih, fusst, und die Odontologie immer ein wenig vernachlässigt wurde. Ausserdem fehlt bis heute eine Monographie der Ruminantier des Miozäns. Immerhin erlaubt das Anwiler Fundmaterial mindestens 6 Wiederkäuerformen zu unterscheiden.

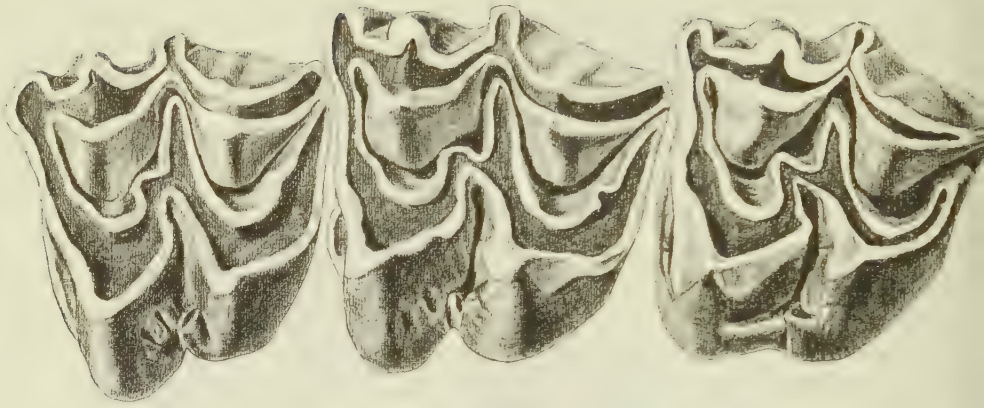


Abb. 134 *Micromeryx flourensianus* Lartet von Anwil. Max. sin., M_1–M_3. Al. 452 6:1

FAMILIE CERVIDAE Gray 1821

UNTERFAMILIE MUNTIACINAE Pocock 1923

MICROMERYX FLOURENSIANUS Lartet 1851

Material: Max. sin. M_1–M_3

M_1: 6,5 × 7,5 mm
M_2: 7.3 × 8.1 mm
M_3: 6,9 × 7,7 mm

2 Fragm. M inf.

Diese etwa hasengrosse und wahrscheinlich geweihlose Hirschart war im Miozän Europas offenbar recht häufig. Während Reste dieser Tierart an anderen Fundstellen – etwa Steinheim und Sansan – zahlreich gefunden werden, sind sie in Anwil eher selten. Eine vorzüglich erhaltene obere Molarenreihe von Anwil (Abb. 134) stimmt gut mit entsprechenden Stücken von Sansan, Rümikon, Steinheim und La Grive überein. Als einziger Unterschied sind bei den Anwiler M sup. die Zusatzsporne, die sich vom Hinterschenkel des hinteren Innenhalbmondes in Richtung Zahnmitte erstrecken, schwächer entwickelt. Bei den Formen von Steinheim und La Grive sind diese zusätzlichen Sporne besonders stark ausgebildet, bei jenen aus Sansan schwächer und bei *Micromeryx* von Rümikon fehlen sie fast ganz. Ich weise auf diesen Sporn hin, weil er meiner Erfahrung nach in vielen Fällen ein Merkmal darstellt, um die

oberen Molaren von *Micromeryx* von den ausserordentlich ähnlichen der Gattung *Lagomeryx* zu unterscheiden. Wenn auch dieser zusätzliche Sporn bei den oberen Molaren von Anwil schwächer ausgebildet ist, so kann man ihn doch am M_2 klar erkennen (vgl. Abb. 134). Er bildet zusammen mit der kräftig entwickelten vorderen Mittelrippe der oberen Molaren ein deutliches Indiz für die Zugehörigkeit zu *Micromeryx*. Ein weiteres Merkmal für die Unterscheidung isolierter Backenzähne von *Micromeryx* und *Lagomeryx* sieht Stromer (1928, S. 39) in der Kronenhöhe. In diesem Merkmal stimmen die Anwiler Zähne gut mit jenen von Steinheim und La Grive überein.

Micromeryx flourensianus darf wohl analog seinen heute lebenden Verwandten, den Muntjak-Hirschen der Wälder Südostasiens, als Waldbewohner gelten. Die Art ist in Europa vom Helvétien bis ins Pontien bekannt.

EUPROX FURCATUS (Hensel 1859) ?

Material:	4 Einzelzähne	M_3 sup.: 12.9 × 15.7 mm
	diverse Zahnfragmente	P_4 sup.: 8.5 × 10.4 mm
	1 Astragulus ?	P_4 inf.: 10.4 × 5.8 mm

Die *Dicroceros*-ähnlichen Hirsche sind in Anwil die am stärksten vertretene Ruminantier-Gruppe. Da die einzelnen Arten besonders in den Backenzähnen nur geringfügige Differenzen zeigen, sind isolierte Einzelzähne, wie sie in Anwil ausschliesslich gefunden wurden, nur sehr schwer bestimmbar. Stehlin hat 1928 von Steinheim nach dem Geweih und den oberen Eckzähnen des männlichen Geschlechts zwei Formen dieser grösseren *Muntiacinae* unterschieden: *Euprox furcatus* und *Heteroprox larteti*. Wie dieser Autor betont, lassen sich die Backenzähne der beiden Formen nicht auseinander halten. Nach Stehlin bildet lediglich die Grösse gewisse Anhaltspunkte: Im Durchschnitt ist *Euprox furcatus* etwas grösser.

Die Anwiler Zähne der *Dicroceros*-Gruppe sind grössenmässig sehr uneinheitlich. Mit einiger Wahrscheinlichkeit verteilen sie sich auf zwei oder gar mehr verschiedene Formen. Ein oberer Molar, wegen der fehlenden hinteren Kontaktfacette als M_3 erkennbar, zeigt sowohl morphologisch wie auch in der Grösse sehr gute Übereinstimmung mit den grösseren Exemplaren von M_3 sup. aus Steinheim und darf wohl mit einiger Sicherheit als Zahn von *E. furcatus* betrachtet werden. Ein oberer und ein unterer P_4 und ein oberer Milchzahn entsprechen ebenfalls sehr gut den betreffenden Zähnen von Steinheim. Eine Zugehörigkeit zu *H. larteti* ist allerdings keineswegs ausgeschlossen.

CERVIDE GEN. ET SPEC. INDET.

Material: 5 Einzelzähne

P_4 sup.:	9,2 × 13,7 mm
M_1 inf.:	12,6 × 10,3 mm
M_2 inf.:	13,5 × 11,0 mm
P inf.:	11,9 × 8,0 mm
	11,7 × 7,1 mm

Unter der Bezeichnung «Cervide gen. et spec. indet.» fasse ich 5 Einzelzähne zusammen, die sämtliche grösser sind als die grösseren Exemplare von *Euprox* und *Heteroprox* aus Steinheim, und die z. T. auch morphologische Unterschiede zu den Zähnen der beiden Steinheimer Gattungen aufweisen. Es ist allerdings nicht sicher, dass alle 5 Zähne zur selben Form gehören.

Das auffälligste Stück ist ein oberer P_4, der sich durch eine aussergewöhnliche Breite (13,7 mm) auszeichnet. Die Breite des breitesten P_4 sup., der mir von Steinheim vorliegt, beträgt nur 11,8 mm. In der Länge und in der Morphologie entspricht dieser Prämolar denjenigen von *Euprox furcatus* sehr gut.

Zwei untere Molaren stechen ebenfalls durch ihre bedeutenden Dimensionen hervor. Sie sehen einander ausserordentlich ähnlich, weshalb ich annehme, dass es M_1 und M_2 derselben Form, möglicherweise desselben Individuums, sind. Gegenüber den unteren Molaren von *E. furcatus* besitzen sie eine ausgeprägtere Schmelzfältelung. Der kleinere, wohl als M_1 anzusehen, ist nur eine Spur grösser als grosse Exemplare des M_2 von *E. furcatus*. Der als M_2 gedeutete bewegt sich bereits im Grössenbereich von *Dicroceros elegans* von Sansan. Mit den unteren Molaren dieser Art haben die beiden Anwiler Stücke auch die starke Schmelzfältelung gemeinsam, zeigen aber eine wesentlich kräftigere *Palaeomeryx*-Falte.

Zwei unter sich vollkommen identische P inf. sind etwas grösser als der P_4 inf. von *E. furcatus*. Ausserdem besitzen sie einen vorderen Innenhügel, der deutlich weiter vorn liegt als beim entsprechenden Zahn von *Euprox* und kräftiger ausgebildet ist.

FAMILIE PALAEOMERYCIDAE

GENUS PALAEOMERYX H. VON MEYER 1834

PALAEOMERYX SPEC.

Material: 1 Fragment P inf.

Die Gattung *Palaeomeryx* wird neuerdings zu den *Giraffoidea* gestellt (GINSBURG und HEINTZ 1966). In Anwil ist diese Gattung nur durch das Fragment eines unteren Prämolaren belegt. Mit den Prämolaren von *P. eminens*, von dem mir Vergleichsstücke aus Steinheim zur Verfügung stehen, zeigt das Anwiler Stück wenig Übereinstimmung: Es ist wesentlich kleiner als P_4 und P_3 von Steinheim, dagegen grösser als P_2. Von den beiden hinteren P inf. von *P. eminens* unterscheidet es sich ferner durch das Fehlen des hinteren Basalhöckers auf der Aussenseite, vom P_2 durch den Besitz eines vorderen Innenhügels.

Grössere Entsprechungen zeigt das Anwiler Zahnfragment zu *P. magnus* LARTET (= *P. sansaniensis* FILHOL) von Sansan und vor allem zu *P. kaupi* H. VON MEYER (= *P. bojani*) von Artenay. Grössenmässig steht es zwischen P_4 und P_3 letzterer Art. Wie diese beiden Zähne besitzt das Anwiler Exemplar einen vorderen Innenhügel mit einem nach hinten labial gerichteten Sporn und eine, im Gegensatz zu *P. eminens*, stark gefurchte Aussenseite.

Trotz der Übereinstimmungen ist eine spezifische Bestimmung der Anwiler Form infolge des zu geringen Materials nicht möglich, zumal nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, um welchen Zahn der Zahnreihe es sich beim vorliegenden Fragment handelt. Deswegen kann über die Grösse des Anwiler *Palaeomeryx*, ein für die Unterscheidung der einzelnen Arten wesentliches Merkmal, nichts ausgesagt werden.

FAMILIE TRAGULIDAE M. Edwards 1864

GENUS DORCATHERIUM Kaup 1833

DORCATHERIUM SPEC.

Material: 1 M sup., 11,6×13,7 mm

Dorcatherium ist von Anwil nur durch einen isolierten Molaren belegt. Dieser Zahn ist sehr brachyodont und zeichnet sich durch das für diese Gattung charakteristische durchgehende Innencingulum und die kräftige Schmelzfurchung aus. Sehr gute morphologische Übereinstimmung zeigt der Anwiler Molar mit Exemplaren von *D. crassum* Lartet aus Steinheim und Sansan. Über die Grösse der Anwiler Form lässt sich auf Grund dieses Einzelzahnes wenig sagen, da nicht sicher ist, ob es sich um einen M_1 oder M_2 handelt. Immerhin befindet er sich im Grössenbereich der Molaren von *D. crassum*, liegen mir doch von Sansan einzelne Molaren dieser Art vor, die z. T. bedeutend grösser sind, teilweise aber auch kleiner.

FAMILIE BOVIDAE Gray 1821

GENUS EOTRAGUS Pilgrim 1939

EOTRAGUS SPEC.

Material: 2 M sup., 12,2×14,5 mm und 12,8×13,5 mm
1 Fragment M_3 inf.

Die einzige Antilopenart von Anwil ist nur durch drei Molaren belegt. Diese unterscheiden sich von den wesentlich häufigeren Cerviden-Zähnen vor allem durch eine deutliche Hypsodontie und schmälere Täler zwischen den Innen- und Aussenhügeln sowohl an den oberen als auch an den unteren Molaren.

Für eine spezifische Bestimmung reichen die Fundstücke von Anwil nicht aus, da die Zähne von Boviden wie diejenigen der meisten Ruminantier wenig arttypische Merkmale aufweisen. Ausserdem lässt sich über die Grösse der Anwiler Antilopenform nur wenig sagen, da im allgemeinen die Molaren in der Zahnreihe von vorn nach hinten an Grösse stark zunehmen, in isoliertem Zustand jedoch kaum festgestellt werden kann, um welchen Molaren der Zahnreihe es sich handelt.

Beziehungen

Von Sansan hat Filhol (1891) drei Antilopenarten unterschieden (*Antilope sansaniensis* Lartet, *A. clavata* Gervais und *A. martiniana* Lartet), die aber von Ginsburg (1963) als *Eotragus sansaniensis* Lartet zu einer Form zusammengefasst worden sind. Mit den Zähnen dieser Art stimmen die Anwiler Molaren morphologisch sehr gut überein. Sie zeigen ungefähr denselben Grad von Hypsodontie, Meso- und Parastyl sowie die vordere Mittelrippe an der Aussenseite der oberen Molaren sind stark ausgebildet, wogegen Metastyl und hintere Mittelrippe, im Gegensatz zu den oberen Molaren von Cerviden, nur sehr schwach zu erkennen sind. In der Grösse entsprechen die beiden M sup. von Anwil etwa dem M_1 sup., also dem kleinsten Molaren der Zahnreihe der Form aus Sansan.

Das Fragment des M_3 inf. von Anwil stimmt in Struktur und Grösse ebenfalls sehr gut mit dem homologen Zahn der französischen Form überein, zeigt aber einen zusätzlichen Grat, der vom Hinterschenkel des mittleren (Protoconid-) Aussenhalbmondes nach vorn verläuft und am hinteren Innenhügel endigt. Dieses Detail scheint allerdings in den Bereich der individuellen Variation zu gehören.

II. ALLGEMEINER TEIL

1. FAUNENLISTE DER SÄUGETIERE VON ANWIL

Ordnung Insectivora

Fam. *Erinaceidae*
Galerix socialis (H. von Meyer)
Lanthanotherium sansaniense Filhol
Fam. *Metacodontidae*
Plesiosorex schaffneri nov. spec.
Fam. *Soricidae*
Soricide I gen. et spec. indet.
Soricide II gen. et spec. indet.
Dinosorex pachygnatus, nov. gen. et nov. spec. (Soricide III)
Fam. *Dimylidae*
Plesiodimylus chantrei Gaillard
Metacordylodon schlosseri (Andreae)
Fam. *Talpidae*
Proscapanus sansaniensis (Lartet) ? (Talpide I)
Talpide II gen. et spec. indet.
Scaptonyx edwardsi Gaillard (Talpide III)
«*Talpa*» *minuta* Blainville ? (Talpide IV)
Desmanella stehlini nov. gen. et nov. spec. (Talpide V)

Ordnung Chiroptera

Fam. *Vespertilionidae*
Chiropter I. Vespertilionide
Chiropter II. Vespertilionide
Chiropter III. Vespertilionide
Chiropter IV. Vespertilionide ?
Chiropter VII. Scotophilus ?
Fam. *Molossidae*
Tadarida spec. (Chiropter V)
Nytinomus helveticus Revilliod (Chiropter VI)
Fam. *Megadermatidae* ?
Chiropter VIII

Ordnung Carnivora fissipedia

Fam. *Mustelidae*

Trochotherium spec.

Fam. *Viverridae*

Herpestes filholi GAILLARD

Semigenetta mutata (FILHOL)

Fam. *Ursidae*

Ursavus brevirhinus (HOFMANN)

Pseudarctos aff. bavaricus SCHLOSSER

Fam. indet.

Carnivor gen. et spec. indet.

Ordnung Rodentia

Fam. *Sciuridae*

Sciurus bredai H. VON MEYER

Miopetaurista albanensis (MAJOR)

Cryptopterus gaillardi MEIN

Forsythia gaudryi (GAILLARD)

Blackia miocaenica MEIN

Sciuropterus spec.

Fam. *Castoridae*

Steneofiber minutus (H. VON MEYER)

Fam. *Eomyidae*

Keramidomys mohleri nov. spec.

Keramidomys anwilensis nov. spec.

Leptodontomys aff. catalaunicus (HARTENBERGER)

Fam. *Gliridae*

Microdyromys cf. koenigswaldi DE BRUIJN (Gliride I)

Microdyromys miocaenicus (BAUDELOT) (Gliride II)

Paraglirulus werenfelsi nov. gen. et nov. spec. (Gliride III)

Paraglirulus cf. lissiensis (HUGUENEY & MEIN) (Gliride IV)

Glirudinus cf. gracilis (DEHM) (Gliride V)

Eomuscardinus aff. sansaniensis (LARTET) (Gliride VI)

Muscardinus nov. spec. (Gliride VII)

Gliride VIII nov. gen. et nov. spec.

Pseudodryomys hamadryas (MAJOR) ? (Gliride IX)

Gliride X nov. gen. et nov. spec.

Myoglis larteti BAUDELOT (Gliride XI)

Fam. *Cricetidae*

Megacricetodon aff. schaubi FAHLBUSCH

Megacricetodon similis Fahlbusch
Megacricetodon gregarius (Schaub)
Democricetodon minor brevis (Schaub)
Democricetodon gaillardi freisingensis Fahlbusch
Cotimus cf. latior (Schaub & Zapfe)
Cricetodon hagni Fahlbusch
Cricetodon spec.
Anomalomys gaudryi Gaillard
Neocometes brunonis Schaub & Zapfe

Ordnung Lagomorpha

Fam. *Ochotonidae*
Prolagus oeningensis (König)
Lagopsis verus (H. von Meyer)
Amphilagus fontannesi (Depéret)

Ordnung Perissodactyla

Fam. *Equidae*
Anchitherium aurelianense Cuvier
Fam. *Rhinocerotidae*
Rhinoceros spec.

Ordnung Artiodactyla

Fam. *Suidae*
Listriodon splendens H. von Meyer
Conohyus simorrensis (Lartet)
Suide gen. et spec. indet.
Fam. *Tayassuidae*
Taucanamo pygmaeum (Depéret)
Fam. *Cervidae*
Micromeryx flourensianus Lartet
Euprox furcatus (Hensel) ?
Cervide gen. et spec. indet.
Fam. *Palaeomerycidae*
Palaeomeryx spec.
Fam. *Tragulidae*
Dorcatherium spec.
Fam. *Bovidae*
Eotragus spec.

2. DAS ALTER DER ANWILER SÄUGETIERFAUNA

Bereits in der ersten Publikation, in der Säugetierfunde aus Anwil Erwähnung finden (1914), hat Stehlin die Fauna ins obere Vindobonien gestellt. In spätern Arbeiten, welche die Anwiler Säugetierfauna oder einzelne Elemente daraus zum Gegenstand hatten (Revilliod 1921, Hürzeler 1939, 1944), wurde diese Einstufung beibehalten, und auch die umfangreichen Funde aus jüngster Zeit bestätigen sie.

Durch das Fehlen von Muriden und *Hipparion*, die in Mitteleuropa erst mit dem Pliozän auftreten, ist zunächst eine sichere Abgrenzung nach oben gegeben: die Anwiler Fauna ist also bestimmt vorpliozänen Alters. Gegen unten lässt sich das Alter vorderhand noch nicht so eindeutig abgrenzen. Immerhin kann aus dem Vorkommen einiger weitverbreiteter Säugetierformen, die aus mittelmiozänen Schichten bisher nicht nachgewiesen sind, etwa *Listriodon splendens*, *Conohyus simorrensis*, *Miopetaurista albanensis* usw., geschlossen werden, dass die Reste bestimmt nicht älter sind als Obermiozän.

Mit Hilfe des heute vorliegenden reichen Fundmaterials soll versucht werden, die altersmässige Stellung der Fauna innerhalb des oberen Miozäns etwas zu präzisieren.

Gewöhnlich wird das obere Vindobonien in Tortonien und Sarmatien unterteilt. Nach Möglichkeit versuche ich diese Begriffe zu umgehen, da sie einerseits je nach Autor ganz unterschiedlich gebraucht werden, anderseits beide Stufen marin definiert sind, und eine genaue Parallelisierung mit Süsswasserablagerungen vorerst nicht möglich ist. Deshalb scheint es mir am zweckmässigsten, zu versuchen, durch Faunenvergleiche mit anderen gut bekannten, «klassischen» Säugetierfundstellen das relative Alter der Anwiler Fauna herauszuarbeiten.

a) ALTERSVERGLEICHE MIT DER SÄUGERFAUNA VON SANSAN (GERS)

Die Fauna von Sansan ist eine der am besten untersuchten und eine der artenreichsten des europäischen Neogens. Wie die nachfolgende Zusammenstellung zeigt, haben die Faunen von Anwil und Sansan 19 Arten bzw. Unterarten gemeinsam.

Formen, welche die Anwiler Fauna mit derjenigen von Sansan gemeinsam hat[1].

Lanthanotherium sansaniense
Plesiodimylus chantrei
Proscapanus sansaniensis
«Talpa» minuta
Semigenetta mutata
Blackia miocaenica
Microdyromys miocaenicus
Paraglirulus werenfelsi
Paraglirulus lissiensis
Glirudinus gracilis
Eomuscardinus sansaniensis
Gliride VIII
Gliride X
Myoglis larteti
Megacricetodon schaubi
Prolagus oeningensis
Anchitherium aurelianense
Listriodon splendens
Micromeryx flourensianus

Diese Liste soll keinesfalls als Gradmesser für die altersmässigen Beziehungen zwischen den beiden Faunen gewertet werden, da mit Sicherheit ökologische und geographische Faktoren auch eine selektive Rolle spielen. Immerhin ist an dieser Zusammenstellung auffällig, dass vor allem Formen mit grosser vertikaler (zeitlicher) Verbreitung vertreten sind, während solche, die im Neogen schnell evoluieren und infolgedessen für stratigraphische Zwecke am besten brauchbar sind, wie etwa die Cricetiden und Eomyiden, fast ganz fehlen. Der Umstand, dass die sich schnell entwickelnden Gruppen zwar an beiden Fundstellen reichlich, jedoch durch andere phylogenetische Stadien vertreten sind, lässt wohl auf einen Altersunterschied schliessen. In der Tat erweisen sich Säugetierformen von Anwil, soweit sie überhaupt Schlüsse auf die Entwicklungshöhe zulassen, durchwegs als etwas moderner als die entsprechenden von Sansan. Da im systematischen Teil dieser Arbeit bereits detailliert auf die Fragen der Entwicklungshöhe eingegangen wurde,

[1] Die Präfixe «cf.» und «aff.» wurden für diese Zusammenstellung vernachlässigt.

seien hier lediglich einige Artenpaare angeführt, bei welchen sich die Fortschrittlichkeit der Anwiler Formen gegenüber solchen von Sansan besonders deutlich manifestiert:

Anwil	Sansan
Miopetaurista albanensis	*Miopetaurista sansaniensis*
Keramidomys mohleri	*Keramidomys aff. carpathicus*
Eomuscardinus aff. sansaniensis	*Eomuscardinus sansaniensis*
Megacricetodon gregarius	*Megacricetodon crusafonti*
Democricetodon minor brevis	*Democricetodon minor minor*
Cricetodon hagni	*Cricetodon sansaniensis*

Weitere Anhaltspunkte über die altersmässigen Beziehungen der beiden Faunen lassen sich vielleicht in der Verschiebung der Häufigkeit einzelner Formen innerhalb der Populationen erkennen. Allgemein lässt sich beispielsweise beobachten, dass an älteren Lokalitäten *Paraglirulus* neben *Microdyromys* nur vereinzelt auftritt. Gegen Ende des Miozäns wird *Paraglirulus* immer häufiger, und im Pontien, etwa von Can Llobateres (Katalonien), kommt nur noch *Paraglirulus* vor. Demnach erwiese sich die Fundstelle von Sansan, wo nach den bisherigen Grabungsresultaten auf Tausende von *Microdyromys*-Zähnen nur einige wenige von *Paraglirulus* kommen, gegenüber dem Fundort Anwil als älter, in dessen Fundmaterial sich die beiden Gattungen zahlenmässig ungefähr die Waage halten.

Eine weitere Häufigkeitsverschiebung scheint sich bei den Eomyiden abzuzeichnen: Während in älteren Faunen fast ausschliesslich lophodonte Formen *(Keramidomys)* vorkommen, scheinen im Laufe der Zeit immer mehr die bunodonten *(Leptodontomys)* überhand zu nehmen. Auf den Altersvergleich der Faunen von Sansan und Anwil angewandt würde diese Regel, die allerdings noch weiterer Beispiele zur Fundierung bedarf, besagen, dass die Fauna von Sansan, aus der nur *Keramidomys* belegt ist, älter ist als die Anwiler, wo *Leptodontomys* das Genus *Keramidomys* in der Häufigkeit übertrifft.

b) ALTERSVERGLEICH MIT DER FAUNA VON LA GRIVE (ISÈRE)[1]

Dass die Fauna von La Grive jünger ist als diejenige von Sansan, darf als gesichert gelten. Die Anwiler Säugerfauna zeigt in ihrer Gesamtheit bedeutend grössere Ähnlichkeit mit der von La Grive als mit jener von Sansan. Mit ersterer hat sie nicht weniger als 33 Arten bzw. Unterarten gemeinsam. In der folgenden Liste sind die gemeinsamen Formen zusammengestellt.

Arten und Unterarten in Anwil und La Grive gemeinsam[2]:

Galerix socialis
Plesiodimylus chantrei
Metacordylodon schlosseri
Proscapanus sansaniensis
Scaptonyx edwardsi
«Talpa» minuta
Herpestes filholi
Semigenetta mutata
Pseudarctos bavaricus
Sciurus bredai
Miopetaurista albanensis
Cryptopterus gaillardi
Forsythia gaudryi
Blackia miocaenica
Leptodontomys catalaunicus
Microdyromys miocaenicus
Eomuscardinus sansaniensis
Gliride VIII
Pseudodryomys hamadryas
Gliride X
Megacricetodon gregarius
Democricetodon minor brevis
Megacricetodon schaubi
Anomalomys gaudryi

[1] Die Fauna aus La Grive stammt bekanntlich aus verschiedenen Spalten zum Teil unterschiedlichen Alters. Im folgenden ist mit «La Grive» das «klassische» La Grive gemeint, das Niveau also mit *Cricetodon sansaniensis*, auf das sich auch THALERS «zone de La Grive» bezieht.

[2] Vgl. Fussnote Seite 336.

Prolagus oeningensis
Lagopsis verus
Amphilagus fontannesi
Anchitherium aurelianense
Listriodon splendens
Conohyus simorrensis
Taucanamo pygmaeum
Micromeryx flourensianus
Euprox furcatus

Wesentlich an dieser Zusammenstellung ist nicht in erster Linie die Anzahl der gemeinsamen Formen, da sich in ihr auch andere Faktoren als das Alter, etwa ökologische, bemerkbar machen können, als vielmehr, dass auch schnell evoluierende, für die Stratigraphie wertvolle Formen, wie gewisse Cricetiden, darin enthalten sind. Nebenbei ist auch auffällig, dass die Lagomorphen und fast sämtliche Sciuriden, die in Anwil gefunden wurden, von La Grive ebenfalls belegt sind.

Wie bereits im systematischen Teil verschiedentlich gezeigt wurde, stehen sich Anwil und La Grive altersmässig sehr nahe. Am deutlichsten manifestiert sich dies an einigen gemeinsamen Formen, die für die Zone von La Grive charakteristisch sind: Z. B. *Democricetodon minor brevis*, *Megacricetodon gregarius*, *Miopetaurista albanensis*, eventuell auch *Galerix socialis*. Trotzdem glaube ich einige Indizien dafür zu haben, dass die Fauna von Anwil noch ein wenig jünger ist als diejenige von La Grive. Einen nicht zu unterschätzenden Hinweis in dieser Richtung stellt ein einzelner Zahn von Anwil dar, der als *Muscardinus spec.* beschrieben wurde. Wie schon im systematischen Teil dargelegt wurde, zeigt dieser erste obere Molar die für pliozäne und jüngere *Muscardinus*-Formen charakteristische Längsdehnung, wie sie für Vertreter der Gattung aus dem Miozän sonst unbekannt ist. Obwohl nur ein einzelnes Stück, hat dieser Zahn doch grosse Bedeutung, da allgemein modernen Elementen einer Fauna für die Stratigraphie eine grössere Bedeutung zukommt als den altertümlichen.

Weitere moderne Elemente der Anwiler Fauna scheinen mir in der Population von *Democricetodon gaillardi freisingensis* gegeben, wo einige Zähne durch Merkmale auffallen, wie sie für die pliozäne Gattung *Kowalskia* typisch sind (vgl. Kapitel *Democricetodon gaillardi*). Das wichtigste Argument dafür, dass die Anwiler Fauna jünger ist als die von La Grive, besteht jedoch in der ausserordentlich grossen Übereinstimmung der Faunen von Anwil und Giggenhausen.

c) ALTERSVERGLEICH MIT DER FAUNA VON GIGGENHAUSEN (BAYERN)

Die Fundstelle Giggenhausen ist vor allem durch ihre Cricetiden, die FAHLBUSCH in seiner Arbeit von 1964 beschrieben hat, bekannt geworden. Nach diesem Autor gehört sie ins alleroberste Miozän, gemäss der in Süddeutschland gängigen Einteilung ins «oberste Sarmat». Als Gründe für diese Einstufung gibt FAHLBUSCH neben der Entwicklungshöhe der Cricetiden die Ähnlichkeit mit der pontischen Fauna von Marktl und die geographische Lage der Fundstelle an (1964, S. 85). Wie bereits DEHM (1955, S. 87) gezeigt hat, lassen sich die Fundstellen der Oberen Süsswassermolasse Bayerns von Norden nach Süden altersmässig in drei Zonen gliedern, wobei die südlichste, in der Giggenhausen liegt, die jüngste ist. Wie mir Herr Dr. FAHLBUSCH brieflich mitteilte, wird die Einstufung Giggenhausens durch Funde relativ junger *Mastodon*- und *Dinotherium*-Arten bestätigt, die in unmittelbarer Nähe der Lokalität, im selben stratigraphischen Niveau (Fauna von Massenhausen) gemacht wurden.

Anlässlich meines Aufenthaltes in München konnte ich mich überzeugen, dass die Anwiler Fauna mit der von Giggenhausen, auch abgesehen von den Cricetiden, einen hohen Grad von Übereinstimmung zeigt. Leider muss ich mich beim Vergleich auf die Cricetiden beschränken, da der grösste Teil der Giggenhausener Kleinsäuger noch nicht publiziert ist.

Zweifellos die auffälligste, beiden Lokalitäten gemeinsame Art stellt *Cricetodon hagni* dar, die bisher von keiner andern Stelle bekannt ist[1]. Wie schon im systematischen Abschnitt erläutert und wie auch von FAHLBUSCH hervorgehoben, erweist sich diese Art gegenüber *Cricetodon sansaniensis* in manchen Merkmalen deutlich evoluierter. Beiden Fundstellen gemeinsam sind weiterhin zwei kleine *Megacricetodon*-Arten: *M. aff. schaubi* und *M. similis*. Das Vorkommen dieser beiden Arten ist stratigraphisch insofern aufschlussreich, als sie, soweit bis heute bekannt, nur noch von der pontischen Lokalität Marktl belegt sind. Interessant ist, dass von der spanischen Fundstelle Nombrevilla (Calatayud-Teruel-Basin), einer mit Giggenhausen etwa gleichaltrigen Fundstelle, ebenfalls zwei kleine Arten von *Megacricetodon* bekannt sind: *M. debruijni* und *M. similis* (FREUDENTHAL 1968).

[1] Vgl. Fussnote Seite 294.

Als weitere gemeinsame Elemente der beiden zu vergleichenden Faunen sind zwei Arten von *Democricetodon* zu nennen: *D.minor brevis*, eine Form, die u. a. auch in La Grive vorkommt, und *D.gaillardi freisingensis*. Obwohl sich die letztere Unterart von *D.gaillardi gaillardi* nur geringfügig unterscheidet (vgl. Kapitel *D.gaillardi freisingensis*), stimmen die Anwiler Zähne im entscheidenden Punkt, dem vorderen Quersporn des ersten oberen Molaren, so gut mit denjenigen von Giggenhausen überein, dass sich eine Zuordnung zu dieser Unterart rechtfertigen lässt.

Die Anwiler *Cotimus*-Form, *C.cf.latior*, steht, wie im systematischen Teil gezeigt, *C.bifidus* von Giggenhausen näher als *C.medius* von Sansan. Für stratigraphische Zwecke ist die Gattung *Cotimus* vorderhand allerdings noch wenig brauchbar, da man über Entwicklungstendenzen und systematische Zusammenhänge in diesem Genus noch zu wenig Klarheit hat.

Als dritte Art von *Democricetodon* beschreibt Fahlbusch (1964) von Giggenhausen 5 Einzelzähne als *D.affinis cf.mutilus*. Übereinstimmend wurden auch in Anwil ähnliche Stücke gefunden. Da sie jedoch zu wenig deutliche Unterschiede zu *D.minor brevis* und *D.gaillardi freisingensis* zeigten und sich durchaus noch in der Variationsbreite dieser beiden Formen bewegten, habe ich davon abgesehen, sie als besondere Art aufzuführen.

Zwei Elemente der Anwiler Cricetodontiden-Fauna fehlen in Giggenhausen: der seltene *Cricetodon spec.* und *Megacricetodon gregarius*. Was für Faktoren für dieses Fehlen verantwortlich sind, entzieht sich vorderhand unserer Kenntnis.

Schliesslich sei noch auf ein Anwil und Giggenhausen gleichermassen betreffendes Phänomen hingewiesen: die grosse Variabilität gewisser Arten. In Giggenhausen ist es vor allem *D.gaillardi freisingensis*, in Anwil ist es ebenfalls diese Form und der *Gliride X*. Fahlbusch (1964, S. 114) sieht in dieser grossen Variabilität gewisse Degenerationserscheinungen und einen Hinweis auf ausserordentlich günstige Lebensbedingungen für die Art.

d) ALTERSVERGLEICH MIT DER FAUNA VON OPPELN (POLEN)

Eine weitere Säugetierfauna, die altersmässig etwa derjenigen von Anwil entsprechen dürfte, ist von Oppeln (Polen) bekannt. Sie stimmt wohl auch ökologisch gut mit der Anwiler überein, nur ist sie leider, was

die Kleinsäuger anbelangt, spärlich belegt. Diese Fundstelle hat einige sehr evoluierte Säugerformen geliefert (KOWALSKI 1967), die im allgemeinen sehr gut mit entsprechenden Formen von Anwil übereinstimmen.

Stratigraphisch besonders aufschlussreich scheinen mir folgende Formen: *Miopetaurista albanensis* (= *Sciuropterus gibberosus* HOFMANN), eine *Cotimus*-Form (von KOWALSKI als *C. bifidus* bestimmt, kann jedoch nach dem spärlichen Material genausogut zu *C. latior* gehören) und ein *Keramidomys* (nach KOWALSKI *K. carpathicus*) ohne Mesolophid an den unteren Molaren (vgl. Kapitel *Keramidomys anwilensis*). *Metacordylodon schlosseri* von Oppeln schliesslich zeigt mit der entsprechenden Form von Anwil grössere Übereinstimmung als mit der aus La Grive, insbesondere hinsichtlich der Verschmelzung der Trigonidhügel von M_1 inf. Auf dieses Merkmal hat bereits A. MÜLLER (1966, S. 76) hingewiesen, nach dessen Auffassung Oppeln ins «Oberste Sarmat» gehört.

Zusammenfassend lässt sich über das Alter der Anwiler Säugerfauna folgendes sagen: Viele Indizien weisen darauf hin, dass sie jünger ist als jene von Sansan. Zur Fauna von La Grive bestehen grosse Ähnlichkeiten, jedoch geben sich manche Anwiler Formen etwas evoluierter. Die grössten Entsprechungen bestehen mit der Giggenhausener Fauna, deren stratigraphische Einstufung, nach verschiedenen Gesichtspunkten gesichert, in der süddeutschen Terminologie mit «Oberstes Sarmat» angegeben wird. (Nach dieser Einteilung gehört Sansan ins Torton und La Grive ins mittlere Sarmat.) Demnach darf auch für das Alter der Anwiler Fauna «Oberstes Sarmat» angenommen werden, oder vorsichtiger ausgedrückt: oberstes Obervindobonien. Ob die jüngsten Spaltenfüllungen von La Grive (mit *Cricetodon decedens*) ebenfalls diesem Niveau angehören, kann erst nach Abschluss der von P. MEIN gegenwärtig ausgeführten Untersuchungen gesagt werden.

3. DAS ALTER DER ANWILER SÄUGERFAUNA IM VERGLEICH MIT ANDEREN FAUNEN DER OBEREN SÜSSWASSERMOLASSE DER SCHWEIZ

Im Abschnitt über *Cricetodon* (systematischer Teil S. 287) wurde bereits auf die Rolle eingegangen, welche die Gattung *Cricetodon* in der Stratigraphie der obern Süsswassermolasse der Schweiz spielt. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich *Cricetodon* vorderhand für stratigraphische Zwecke am besten eignet, da andere Cricetiden, einerseits (etwa *Megacricetodon*) noch zu spärlich belegt sind, anderseits ihre systematischen Verhältnisse (etwa *Cotimus*) noch besser geklärt werden müssen. Es liess sich zeigen, dass die Anwiler Fauna mit *Cricetodon hagni* wohl als jüngste Schweizer Fundstelle der oberen Süsswassermolasse anzusehen ist.

Als Lokalität ähnlichen Alters käme höchstens noch Mammern (Thurgau) in Frage, wo neben *Cricetodon sansaniensis* auch *C. hagni* vertreten ist. Nur sind die Säugetierreste von dieser Fundstelle bis heute so spärlich, dass noch nichts Sicheres ausgesagt werden kann. Auf Grund von *C. sansaniensis*, besonders an Hand des Verlaufs der Vorjochkante am M_1 inf., liess sich zeigen, dass die Form von Rümikon (Zürich) eher etwas altertümlicher ist als diejenige von Sansan. Durch leider nur sehr wenige Zähne bekannt, erwies sich *C. sansaniensis* aus Zeglingen (Baselland) als der Form von La Grive nahestehend.

Diese auf Grund von *Cricetodon* gewonnenen Resultate finden zum Teil auch durch andere Säugerformen eine Bestätigung. So zeigt die Fauna von Rümikon gegenüber der von Anwil ein altertümlicheres Gepräge: Die *Lagopsis*-Form von Rümikon ist deutlich kleiner und besitzt einen weniger differenzierten P_3 inf. als die Form aus Anwil (vgl. Abb. 127). Die *Plesiosorex*-Form von Rümikon erweist sich ebenfalls kleiner und weniger spezialisiert als *P. schaffneri*. Ebenso gilt *Dicroceros elegans*, welcher in Rümikon vorkommt, gegenüber der *Dicroceros*-ähnlichen Cervidenform von Anwil (*Euprox* oder *Heteroprox*) als altertümlicher. Die Rümikoner *Semigenetta* spec. steht dimensionsmässig klar hinter *S. mutata* von Anwil zurück. Stimmt schliesslich die *Cotimus*-Form von Rümikon sehr gut mit *Cotimus medius* von Sansan überein, so erweist sich *C. cf. latior* von Anwil, besonders durch den verdoppelten Mittelsporn (Mesolophid und Protoconid-Hinterarm) und das verdoppelte Schlusscingulum (Hypoconid-Hinterarm und Schlusscingulum) als fortschrittlicher und eher den jungen Arten *C. bifidus* und *C. leemanni* entsprechend (vgl. Abb. 110 und 111).

Die Fauna von Schwamendingen (ZH) geht hinsichtlich der Verhältnisse bei *Cricetodon* mit Rümikon zusammen. Auch in andern Elementen sind die beiden Faunen sehr konform. Was über *Dicroceros elegans*, *Cotimus* und *Lagopsis* von Rümikon gesagt wurde, gilt auch für die entsprechenden Formen von Schwamendingen. Vorderhand lassen sich keine Indizien finden, die auf einen Altersunterschied der beiden Faunen deuten.

Die Befunde bei *Cricetodon* von Zeglingen sind wegen der Dürftigkeit des Materials für eine altersmässig Einstufung mit Vorsicht aufzunehmen. Immerhin erweist sich *C. hagni* von Anwil, verglichen mit der Zeglinger Form (vgl. Abb. 115 und 116), die zur *sansaniensis*-Gruppe gehört, bestimmt als moderner. Hinweise auf ein grösseres Alter der Zeglinger Fauna geben auch die relativ kleine *Lagopsis*-Form (vgl. Abb. 127), die einen wenig differenzierten P_3 inf. besitzt (Tobien stellt Zeglingen auf Grund der Lagomorphen ins Helvétien), *Megacricetodon schaubi* (vgl. Abb. 93, 7), das sehr gut mit der Form von Sansan übereinstimmt, relativ kleine Zähne einer *Cotimus*-Form, die *C. medius* nahestehen dürfte, und das Vorkommen von *Peratherium*. Die Zeglinger Säugetierfauna ist also mit Sicherheit älter als die Anwiler und dürfte im Alter etwa zwischen Sansan und La Grive einzustufen sein. Dieser Befund ist für die Stratigraphie des Tafeljuras von ganz besonderem Interesse, da die Fundstellen Zeglingen und Anwil nur wenige Kilometer auseinander liegen und bisher allgemein eine Gleichaltrigkeit der beiden Ablagerungen angenommen worden ist.

Als letzte Fundstelle der oberen Süsswassermolasse der Schweiz, die eine hinreichende Fauna geliefert hat, ist Vermes (Berner Jura) zu nennen. Die Gattung *Cricetodon* ist von dieser Lokalität zu wenig belegt, um stratigraphische Anhaltspunkte geben zu können[1]. Im übrigen macht die Fauna von Vermes einen recht uneinheitlichen Eindruck, so dass nicht auszuschliessen ist, dass sie aus zwei Horizonten verschiedenen Alters stammt. Frühere Aufsammlungen wurden, soweit bekannt, in den Süsswasserkalken in unmittelbarer Nähe des Dorfes gemacht und haben relativ moderne Formen geliefert, wie etwa eine sehr grosse Form von *Megacricetodon gregarius* und *Lagopsis verus* mit fortschrittlichem unterem P_3 (vgl. Abb. 98, 6 und 127, 7). Diese Funde sind bestimmt älter als die Anwiler Fauna. Welchem Horizont sie genau angehören, ist schwer zu sagen; sie scheinen mir jedenfalls in die Nähe der Zone von La Grive zu

[1] Nach Notizen von Stehlin ist *Cricetodon* von Vermes nur durch einen relativ kleinen M_3 inf. belegt.

gehören. In jüngster Zeit habe ich weiter bachaufwärts gesammelt und habe in mergeligen, z. T. stark kohlehaltigen Schichten einige recht altertümliche Formen gefunden. Zu erwähnen ist vor allem *Democricetodon minor gracilis* Fahlbusch (vgl. Abb. 102, 4), eine Form, die sehr gut mit der von Langenmoosen (Bayern) übereinstimmt (vgl. Abb. 102, 3); ausserdem ein sehr kleiner unterer M_1 von *Cotimus* (Abb. 111, 8), der ebenfalls altertümliche Züge zeigt. Möglicherweise sind diese Mergel etwas älter als die näher beim Dorf aufgeschlossenen Süsswasserkalke.

4. DIE ÖKOLOGIE UND DIE MÖGLICHEN URSACHEN FÜR DIE FOSSILANREICHERUNG

Es bestehen wohl kaum Zweifel, dass es sich bei der Anwiler Säugetierfauna um eine ausgesprochene Waldfauna handelt. Dafür sprechen vor allem die arten- wie individuenmässig sehr stark vertretenen Familien der Gliriden (11 Arten) und Sciuriden (6 Arten), wobei hervorzuheben ist, dass von letzterer nur Formen belegt sind, die mit einiger Wahrscheinlichkeit arboricol waren (*Sciurus* und Sciuropteren), wogegen Steppenformen wie etwa *Citellus*- oder *Xerus*-artige ganz fehlen. Weiterhin belegt sind folgende Formen, die nach Thenius (1952) als typische Waldbewohner gelten: *Anchitherium aurelianense*, *Taucanamo pygmaeum*, *Dorcatherium*, *Palaeomeryx*, *Eotragus* und *Ursavus brevirhinus*. Wohl auch in diesem Sinne zu interpretieren ist das fast vollständige Fehlen von typischen Formen trockener Standorte. *Listriodon splendens*, von Anwil allerdings nur sehr schwach belegt, ist die einzige Art der Fauna, die als typischer Steppenbewohner gilt.

Ausser der einseitigen Zusammensetzung der Fauna deuten auch andere Indizien darauf hin, dass im Obermiozän die Gegend von Anwil bewaldet war: Zunächst scheinen die lignitösen Schichten, die an der Fundstelle nur geringe Mächtigkeit besitzen (vgl. Profil im Anhang), gegen Süden an Stärke zuzunehmen. Jedenfalls ist um die Jahrhundertwende einige hundert Meter südlich der Fundstelle Kohle geschürft worden. Zudem wurden bei der Grabung verschiedentlich Stücke fossilen Holzes gefunden und z. T. grossflächige Harzlagen, die sich mit einem Streichholz entzünden liessen.

Zur Zeit der Ablagerung gab es in Anwil bestimmt ein Gewässer: dies wird einesteils durch die Süsswassermergel und -kalke bewiesen, aus welchen die Fossilien stammen, anderseits gewinnt man dafür Indizien durch das Vorkommen gewisser Tierarten z. B. eines Bibers (*Steneofiber*

minutus) und eines Desmans *(Desmanella stehlini)*, die, wie man aus der Lebensweise ihrer heute lebenden Verwandten schliessen kann, wahrscheinlich in Wassernähe gelebt haben. Auch die bei der Grabung von 1968 am häufigsten gefundene Tierart, *Nyctinomus helveticus*, dürfte auf Grund der Lebensgewohnheiten der rezenten *Nyctinomus-(Tadarida-)* Arten auf das Vorhandensein eines Gewässers schliessen lassen. Dafür sprechen nicht zuletzt auch die allerdings nur sehr spärlich gefundenen Fischzähne. Auf Grund einiger Indizien lässt sich präzisieren, welcher Art das Gewässer im Obermiozän Anwils gewesen sein dürfte: Das vollkommene Fehlen von Sand und Geröllen schliesst einen grösseren Fluss als Urheber der Ablagerung aus. Letztere deutet eher auf eine ruhige Sedimentation, wie sie in einem See stattfindet. Auf Grund der Mergel- und Kalkbildungen scheint es nicht sehr wahrscheinlich, dass das Gewässer ein Sumpf oder Moor gewesen ist. Die Limonithorizonte, die Trockenrisse und die Kalkknollen mit Verwitterungskruste (vgl. Profil) sprechen für mehrmalige Austrocknung des Anwiler Waldsees.

Bis jetzt noch nicht befriedigend geklärt ist die Frage, warum in den lignitösen Schichten Anwils neben Tausenden von Säugetierzähnen nur extrem wenige Fischzähne (etwa ein Dutzend), Schildkrötenreste (etwa ein halbes Dutzend) und Reste anderer Reptilien und Amphibien zum Vorschein kamen. Gerade diese Tiergruppen machen doch erfahrungsgemäss in tertiären Süsswasserablagerungen den Hauptteil der Wirbeltierfunde aus. Dass bisher keine Vogelreste gefunden wurden, mag wohl damit zusammenhängen, dass als fossilisierbare Teile von Vögeln fast nur Knochen in Frage kommen und diese infolge ihrer charakteristischen Zerbrechlichkeit in Anwil nicht erhalten geblieben sind, wo Knochen allgemein in sehr schlechtem Zustand gefunden werden. In einer Beziehung zur grossen Seltenheit von Wasserwirbeltieren steht wohl auch das fast vollständige Fehlen von Wassermollusken: Lamellibranchier (etwa Unioniden) fehlen ganz; an Wassergastropoden wurden einige wenige *Planorbis*-Schalen gefunden. Schalenreste von Landschnecken (Heliciden, *Triptychia*) sind jedoch in gewaltigen Mengen vorhanden und machen einen grossen Teil des Sediments aus.

Eine Möglichkeit, die Seltenheit bzw. das Fehlen der Wassertiere zu erklären, besteht in der Annahme, dass das Wasser anaerob gewesen ist (euxinic basin). Analoge Verhältnisse sind beispielsweise aus dem tropischen Afrika bekannt (auch für das Europa des Obermiozäns wird allgemein ein subtropisches bis tropisches Klima angenommen), wo sich etwa unter sogenannten «Schwingrasen» totes Wasser bildet, da der Sauerstoffgehalt wegen der Pflanzendecke, welche die Wasseroberfläche

überzieht, nicht erneuert werden kann. Auf dem Grund eines solchen toten Gewässers sammeln sich die abgestorbenen Pflanzenreste des Schwingrasens zu einer Torfschicht. Mit dieser Hypothese liessen sich also auch die lignitösen Horizonte erklären, darüber hinaus auch das Vorkommen der immensen Mengen von Landschnecken-Resten. Denn es ist naheliegend, dass ein solcher Schwingrasen von Landschnecken abgeweidet wird, die nach ihrem Tod auf den Grund des Gewässers sinken. Zu dieser Hypothese, die gewiss nicht die einzige ist, um manche ökologische Merkwürdigkeiten der Anwiler Fundstelle zu erklären, liessen sich bisher keine Indizien sedimentologischer und botanischer Art zur Bekräftigung beibringen. Pollenanalysen, die von mehreren Horizonten des Profils gemacht wurden, haben leider keinerlei positive Ergebnisse gezeitigt, da die Sedimente offenbar zu stark oxydiert sind.

Ein weiteres Problem, das sich bei der Betrachtung der Anwiler Säugetierfunde stellt, ist der Umstand, dass unverhältnismässig viel Kleinsäugerreste (Nager, Insectivoren, Chiropteren) gefunden wurden, wogegen grössere Formen ausgesprochen selten sind. Die naheliegendste Erklärung für diese Tatsache ist wohl, dass Raubvögel als «Konzentratoren» und Selektoren gewirkt haben, indem sie ihre Gewölle in der Nähe des Gewässers fallen liessen und diese dann, etwa durch starke Regengüsse, zusammengeschwemmt wurden. Mit dieser Annahme – auch hierfür gibt es keine eindeutigen Beweise – liesse sich auch erklären, weshalb keine grösseren Skeletteile erhalten geblieben sind. Da in Anwil, im Gegensatz zu anderen Fundstellen (etwa Neudorf), kein einziges als ganzes fossilisiertes Gewöll gefunden wurde, muss wohl angenommen werden, dass die Gewölle durch die Verschwemmung aufgelöst und erst sekundär abgelagert wurden. Herr Dr. Kugler (Naturhistorisches Museum Basel) erinnert sich, in Mittelamerika unter Schlafbäumen gewisser Raubvögel grosse Mengen bereits teilweise aufgelöster Gewölle gesehen zu haben[1]. Er bestätigte mir auch, dass sich die Knochen auf dem Waldboden durch den Einfluss von Humussäuren sehr rasch zersetzen, mit vielleicht ein Grund, weshalb in Anwil zur Hauptsache Einzelzähne gefunden wurden. Dass die Anwiler Säugerreste nicht über weite Strecken transportiert wurden, lässt sich aus dem vollständigen Fehlen von Transportspuren schliessen.

Voraussetzung für diese Gewölltheorie ist natürlich das Vorkommen von Raubvögeln. Wie bereits erwähnt, konnten in Anwil keinerlei Vogel-

[1] Verschwemmte Gewölle, als zum Teil Ursache für die Fossilanreicherung, nimmt auch James (1963, S. 68) für die Fundstellen des Cuyama-Valley (Kalifornien) an.

reste geborgen werden. Allerdings sind von anderen Fundstellen des Miozäns, etwa Sansan und La Grive (vgl. LAMBRECHT 1964), fossile Raubvögel, speziell Strigiden, belegt, und es besteht kein Grund, das Vorkommen solcher Vögel in Anwil auszuschliessen.

Ein weiteres merkwürdiges Phänomen verlangt schliesslich auch noch eine Erklärung: Wie bereits im Abschnitt über die *Chiroptera* kurz gestreift, stellt *Nyctinomus helveticus* das mit Abstand häufigste Tier dar, das bei der Grabung von 1968 gefunden wurde. Bei der Aufsammlung von 1965 jedoch, kaum 20 m weiter nördlich der späteren Fundstelle, im gleichen Horizont, fanden sich nur zwei Reste dieser Fledermaus! Als einzige, zugegeben nicht absolut plausible Erklärung kann man vermuten, dass sich die Schlafbäume dieser Tiere (ihre heutigen Verwandten schlafen auch vorwiegend auf Bäumen und nicht in Höhlen) im Einzugsbereich einer schwachen Strömung befanden, welche die Reste auf eng begrenztem Raum ablagerte. Auch innerhalb der Ausgrabungsfläche von 1968 konnte man eine schmale, von West nach Ost verlaufende Zone feststellen, in welcher die Fossilien dieser Fledermaus erheblich dichter lagen als in den umgebenden Teilen.

In den übrigen Faunenelementen stimmten die Ausbeuten der Grabungen von 1965 und 1968 sehr gut überein. Lediglich eine Verschiebung in der Häufigkeit konnte festgestellt werden: 1965 wurde *Megacricetodon gregarius* von allen Cricetiden am häufigsten gefunden, im Material von 1968 jedoch erwies sich *M.gregarius* als die beinahe seltenste Art der Unterfamilie der *Cricetodontinae*.

Zusammenfassend kann man wohl sagen, dass die Anwiler Säugetiere mit Sicherheit in einem vorwiegend waldigen Biotop gelebt haben. Ihre Reste wurden wahrscheinlich in einen See eingeschwemmt, dessen Existenz durch die Süsswassermergel und -kalke dokumentiert wird, in welchen heute die Fossilien liegen. Die grosse Zahl der Kleinsäugerreste kann kaum anders erklärt werden, als wenn man Gewölle produzierende Raubvögel als «Konzentratoren» annimmt. Besonders auffällig an der Ausbeute der Anwiler Fundstelle ist die Seltenheit bzw. das Fehlen von Wassertieren wie Fischen, Schildkröten, Krokodilen und Wassermollusken sowie die total unterschiedliche Verteilung der Reste von *Nyctinomus helveticus* an den beiden Grabungsstellen.

5. DIE GEOLOGISCHE SITUATION

Die Anwiler Süsswasserablagerungen sind ein tertiäres Relikt, das auf den Höhen des Baselbieter Tafeljuras erhalten geblieben ist. Die Ausdehnung dieses Reliktes beträgt in west-östlicher Richtung etwa 1,5 km, von Nord nach Süd etwa 2 km. Zur Zeit der Ablagerung lag dieses Gebiet zwischen zwei grossen Flusssystemen, die, da der Jura sich in jener Zeit noch nicht aufgefaltet hatte (die Jurafaltung fand in diesem Gebiet erst im Mittel- und Oberpliozän statt) vom Schwarzwald nach Süden flossen. Ihre Spuren haben die beiden Flüsse in Form von Juranagelfluh hinterlassen: Den westlichen Fluss bezeugt die Basler Juranagelfluh westlich des Homburger Baches, die Existenz des östlichen Flusses ist durch die Aargauer Juranagelfluh der Gegend von Wölflinswil und Herznach belegt.

Der ganze Schichtkomplex der Anwiler Süsswasserbildung, die eine Mächtigkeit von etwa 110 m haben (vgl. Gsell 1968, S. 82), setzt sich aus Wechsellagerungen von Süsswasserkalken und -mergeln zusammen. Bereits Baumberger (1927) hat diesen Ablagerungen auf Grund der Gastropoden ein tortones Alter (Silvanaschichten) zugestanden. Während die Anwiler Süsswasserablagerungen im Norden erodiert sind, werden sie im SE von der Überschiebung des Kettenjuras überlagert. Über das Liegende dieser Schichten ist noch wenig bekannt. Immerhin scheinen sie im Westen dem oberen Dogger aufzuliegen, sind doch im Dorf Anwil an mehreren Stellen die Varians- und Macrocephalenschichten aufgeschlossen. Am Ostabhang gegen Kienberg jedoch wird das Liegende der Silvana-Schichten vom Helvétien (nach Stumm 1964, S. 197, «albsteinartige Bildungen und ? Helicidenmergel») gebildet[1].

Die Fundstelle «Wolfgass», von welcher der überwiegende Teil der Anwiler Säugetierfossilien stammt (mit Ausnahme der von Leuthardt gesammelten), liegt im westlichen Teil des Anwiler Tertiärreliktes (Koordinaten 638050/255780)[1]. Keine 100 Meter westlich der Fundstelle tritt bereits der obere Dogger an die Oberfläche. Ob an der Fundstelle die Silvana-Schichten direkt den mesozoischen Kalken aufliegen oder ob noch Helvétien dazwischengeschaltet ist, kann zur Zeit nicht entschieden werden, da die Aushubarbeiten anlässlich der Grabung von 1968, infolge der äusserst harten Süsswasserkalke, bei einer Tiefe von etwa 2,50 Meter

[1] In einem Kabelgraben in der Rütimatt, zirka 200 m westlich der Strasse Kienberg–Wittnau, wurden rote Tone und Mergel mit einem Konglomerat an der Basis festgestellt.

eingestellt werden mussten. Eine Lösung dieses Problems ist durch den für die nächste Zeit geplanten Kanalisationsgraben zu erwarten, der unmittelbar neben der Fundstelle in die Kantonsstrasse zu liegen kommt. Die Schichten, in welchen die Säugetierreste gefunden wurden, dürften wohl ziemlich an der Basis der mit etwa 10–15° nach SE einfallenden Anwiler Süsswasserablagerungen liegen. Die Süsswasserkalke der Gegend von Birch südlich von Anwil liegen stratigraphisch höher. Säugetierreste sind in diesem Süsswasserkomplex offenbar nur sehr lokal angereichert. Jedenfalls konnten seit den letzten Funden LEUTHARDTS (1915) in den zahlreich aufgeschlossenen Süsswasserkalken keine Säugetierfunde mehr gemacht werden. Auch Schlämmproben, die ich 1963 zirka 200 m südlich der Fundstelle einem Wasserleitungsgraben entnommen habe, waren in bezug auf Säuger vollkommen steril.

Zur Zeit werden in den Gemeinden Anwil und Oltingen Feldregulierungen und Kanalisationsarbeiten durchgeführt, wobei viele Aufschlüsse neue Einsichten in die Tertiärstratigraphie ergeben. Herr Dr. W. A. MOHLER, Gelterkinden, ist daran, diese interessanten Daten zu sammeln, und er wird sie nach Abschluss zusammenfassend publizieren.

6. DIE BEDEUTUNG DER ANWILER SÄUGETIERFAUNA

Die grösste Bedeutung der Anwiler Säugerfauna liegt wohl in ihrem Formenreichtum. Mit 73 Säugetierarten ist sie die mit Abstand reichste Fauna des ganzen schweizerischen Miozäns, die bis heute bekannt ist. Darüber hinaus ist ein grosser Teil der Anwiler Säugetiere durch eine bedeutende Zahl von Resten (vorwiegend Zähnen) belegt, so dass auch die Voraussetzungen für statistische und biometrische Untersuchungen gegeben sind. Die Ursache der hohen Arten- und Individuenzahlen ist vor allem darin zu sehen, dass Anwil die bisher einzige Schweizer Säugetierfundstelle darstellt, an der systematisch und mit grösserem Aufwand gegraben wurde. Es ist naheliegend, dass durch ähnliche Grabungen auch andere Fundstellen wesentlich reichere Funde liefern könnten, als sie

[1] Etwas unverständlich ist, warum F. STUMM (1964) und F. GSELL (1968) in ihren geologischen Übersichtskarten der Tertiärvorkommen des Tafeljuras das Gebiet der Fundstelle als dem oberen Dogger zugehörig angegeben haben, wo doch sogar noch weiter westlich der Fundstelle, in einem kleinen Weg, der nach Norden führt, Süsswasserkalke aufgeschlossen sind.

heute bekannt sind. Dadurch, dass es sich in Anwil um eine stratifizierte Fundstelle handelt und nicht um eine Spaltenfüllung, gewinnen die Funde erheblich an Wert, da man sicher ist, dass sie aus einem verhältnismässig eng begrenzten Zeitraum stammen.

Weiterhin bedeutungsvoll ist, dass in Anwil Reste zahlreicher Säugetiere gefunden wurden, die vorher noch von keinem Schweizer Fundort bekannt waren. Ausser den neu beschriebenen Formen sind nachfolgend einige der wesentlichsten und interessantesten zusammengestellt:

Anomalomys gaudryi
Neocometes brunonis
Glirudinus
Leptodontomys
Blackia miocaenica
Cryptopterus gaillardi
Forsythia gaudryi
Amphilagus fontannesi
Nyctinomus helveticus
Trochotherium spec.
Pseudarctos
Ursavus brevirhinus
Taucanamo pygmaeum

Für die Stratigraphie und die Geschichte der Säugetiere ist an der Anwiler Fauna interessant, dass sie, wie zu zeigen versucht wurde, aus einer Stufe stammt (Oberstes Vindobon), von der bis heute nur sehr wenige Säugetierfundstellen bekannt sind. Von sehr grosser Bedeutung ist schliesslich auch der Reichtum an Kleinsäugern. Besonders in den letzten Jahren zeigte sich, dass diese für stratigraphische Zwecke sehr brauchbar sind, weil sie mancherorts und z. T. in grosser Anzahl auftreten. Gerade in jüngster Zeit wurden umfangreiche Untersuchungen an Kleinsäugern besonders in Süddeutschland und Frankreich angestellt. Infolge seiner geographischen Lage stellt Anwil ein wichtiges Verbindungsglied zwischen diesen beiden «klassisch» gewordenen Gebieten dar.

7a. ZUSAMMENFASSUNG

Die Fundstelle von Anwil, die bei weitem reichste des Miozäns der Schweiz, hat bis heute 73 Säugetierarten geliefert (vgl. Faunenliste, Seite 332), wovon rund $^3/_4$ auf Kleinsäugerordnungen entfallen (*Insectivora*, *Chiroptera*, *Rodentia* und *Lagomorpha*). In dieser Arbeit werden 3 neue Gattungen und 6 neue Arten beschrieben:

Fam. *Metacodontidae*
Plesiosorex schaffneri nov. spec.
Fam. *Talpidae*
Desmanella stehlini nov. gen. et nov. spec.

Fam. *Soricidae*

Dinosorex pachygnathus nov. gen. et nov. spec.

Fam. *Eomyidae*

Keramidomys mohleri nov. spec.

Keramidomys anwilensis nov. spec.

Fam. Gliridae

Paraglirulus werenfelsi nov. gen. et nov. spec.

Bei einem weiteren Dutzend mit Sicherheit neuer Formen wurde auf die Benennung verzichtet, da sie entweder in anderem Zusammenhang beschrieben werden sollen oder weil das Material zu dürftig ist.

Ausserdem wurde zu zeigen versucht, dass die meisten bisher als «*Galerix exilis*» bekannten Formen gar nicht mit der Typusform dieser Art von Sansan übereinstimmen. Deshalb scheint es angebracht, für diese Formen (u. a. auch diejenigen von Anwil) den Namen «*Galerix socialis*» Hermann von Meyer zu gebrauchen. *Pseudogalerix stehlini*, eine Form, die mit jener von Sansan gut übereinstimmt, ist wohl als Synonym von *Galerix exilis* zu betrachten.

Die bisherige Gattung *Trimylus (= Heterosorex)* wird auf Grund von morphologischen Merkmalen in zwei Genera aufgeteilt: *Trimylus* Roger und *Dinosorex* nov. gen.

Bei der häufigsten Säugerart von Anwil, *Nyctinomus helveticus*, scheint sich mit Hilfe der Eckzähne, die sich grössenmässig auf zwei klar getrennte Gruppen verteilen, ein Sexualdimorphismus nachweisen zu lassen.

Vier Nagetierfamilien in Anwil fallen besonders durch ihren Artenreichtum auf: die *Gliridae* mit 11, die *Eomyidae* mit 3, die *Sciuridae* mit 6 und die *Cricetidae* mit 10 Arten.

Die grosse Fülle von Kleinsäugerresten kann wohl nur so erklärt werden, dass gewöllproduzierende Raubvögel als «Konzentratoren» gewirkt haben. Vor allem die Zusammensetzung der Anwiler Fauna deutet auf ein waldiges Biotop zur Zeit der Ablagerung hin.

Als Alter der Fundstelle ist mit ziemlicher Sicherheit oberstes Miozän anzunehmen. Diese Einstufung beruht vor allem auf Vergleichen mit den klassischen Fundstellen von Sansan und La Grive, gegenüber welchen manche Elemente der Anwiler Fauna moderner erscheinen. Faunistisch die besten Übereinstimmungen ergaben sich mit der Fundstelle Giggenhausen (Bayern), die allgemein ins alleroberste Miozän gestellt wird (Oberstes Sarmat nach der süddeutschen Terminologie). Unter den Schweizer Fundstellen des Miozäns erweist sich Anwil somit vorderhand als die jüngste.

b. RÉSUMÉ

Le gisement d'Anwil, qui est de beaucoup le plus riche du Miocène en Suisse, a livré jusqu'à ce jour 73 espèces (voir faune en page 332), dont les $^3/_4$ au moins sont des petits mammifères (*Insectivora*, *Chiroptera*, *Rodentia* et *Lagomorpha*). Trois nouveaux genres et six nouvelles espèces sont décrits dans cet ouvrage:

Fam. *Metacodontidae*
Plesiosorex schaffneri nov. spec.
Fam. *Talpidae*
Desmanella stehlini nov. gen. et nov. spec.
Fam. *Soricidae*
Dinosorex pachygnathus nov. gen. et nov. spec.
Fam. *Eomyidae*
Keramidomys mohleri nov. spec.
Keramidomys anwilensis nov. spec.
Fam. Gliridae
Paraglirulus werenfelsi nov. gen. et nov. spec.

En outre, on tente de démontrer que la plupart des formes connues sous le nom de «*Galerix exilis*» ne correspondent pas à l'espèce-type de Sansan. Il semble donc indiqué d'utiliser pour ces formes (dont celle d'Anwil) le nom de «*Galerix socialis*» Hermann von Meyer. *Pseudogalerix stehlini*, une forme qui ressemble beaucoup à celle de Sansan, pourrait être regardé comme synonyme de *Galerix exilis*.

Le genre *Trimylus* (= *Heterosorex*) est partagé en deux genres: *Trimylus* Roger et *Dinosorex* nov. gen. en raison de leurs caractères morphologiques différents.

Chez l'espèce de mammifères la plus abondante à Anwil, *Nyctinomus helveticus*, les canines se partagent, selon leur taille, en deux groupes bien distincts. Il semble que cela soit dû à un dimorphisme sexuel.

Parmi les rongeurs d'Anwil, quatre familles ont un nombre remarquablement élevé d'espèces: les Gliridés, 11; les Eomyidés, 3; les Sciuridés, 6; et les Cricétidés, 10.

L'abondance des micromammifères s'explique probablement par le fait qu'ils ont été réunis dans des pelotes rejetées par des oiseaux de proie. La composition de la faune d'Anwil indique que le terrain devait être boisé au moment où s'est formé le dépôt.

Le gisement date très probablement de la fin du Miocène supérieur. Comparée à celle des gisements classiques de Sansan et de La Grive, la

faune d'Anwil a des éléments plus modernes. La faune de Giggenhausen en Bavière est celle qui s'en rapproche le plus; on admet généralement qu'elle appartient au niveau le plus élevé du Miocène, appelé Sarmatien supérieur en Allemagne du sud. Parmi les gisements suisses du Miocène, celui d'Anwil est donc actuellement le plus jeune.

c. SUMMARY

The locality of Anwil, by far the richest in the Miocene of Switzerland, has now yielded 73 mammalian species (see faunal list, page 332), of which approximately three-fourths belong to orders of small mammals (*Insectivora*, *Chiroptera*, *Rodentia* and *Lagomorpha*). In this study 3 new genera and 6 new species were described:

Fam. *Metacodontidae*
Plesiosorex schaffneri nov. spec.
Fam. *Talpidae*
Desmanella stehlini nov. gen. et nov. spec.
Fam. *Soricidae*
Dinosorex pachygnathus nov. gen. et nov. spec.
Fam. *Eomyidae*
Keramidomys mohleri nov. spec.
Keramidomys anwilensis nov. spec.
Fam. Gliridae
Paraglirulus werenfelsi nov. gen. et nov. spec.

In addition it was attempted to show that most forms previously known as «*Galerix exilis*» do not correspond with the type of this species from Sansan. Therefore it seems appropriate to use the name «*Galerix socialis*» Hermann von Meyer for these forms (including those from Anwil). *Pseudogalerix stehlini*, a form that agrees well with the form from Sansan, is to be considered a synonyme of *Galerix exilis*.

On the basis of morphological characters, the genus previously known as *Trimylus* (= *Heterosorex*) was divided into two genera: *Trimylus* Roger and *Dinosorex* nov. gen.

In the most common mammalian species from Anwil, *Nyctinomus helveticus*, the canine teeth, which are divided into two clearly separated size groups, seem to indicate a sexual dimorphism.

Four families of rodents are especially conspicuous because of their abundance of species: the *Gliridae* with 11, the *Eomyidae* with 3, the *Sciuridae* with 6, and the *Cricetidae* with 10 species.

The great abundance of remains of small mammals cannot be well explained, unless one assumes pellet producing birds of prey to be the concentrating agents. Above all, the composition of the Anwil fauna indicates a forest biotope at the time of its accumulation.

In age the locality can be considered with some certainty to be youngest Miocene. This assignment rests mainly on comparison with the classic localities of Sansan and La Grive, compared with which many elements of the Anwil fauna appear more modern. Faunistically the best agreement is with the locality Giggenhausen (Bavaria), which is generally placed in the uppermost Miocene (uppermost Sarmat in south German terminology). Among the Swiss Miocene localities, Anwil is thus shown to be the youngest.

LITERATURVERZEICHNIS

Aellen, V., 1966: Notes sur Tadarida teniotis (Raf.) Mammalia, Chiroptera). I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. – Rev. suisse Zool., T. 73, Fasc. 1 (No. 6).

Baudelot, S., 1965: Complément à l'étude de la faune des Rongeurs de Sansan: Les Gliridés. – Bull. de la Soc. géol. de France, 7. série, T. VII.

Baudelot, S., 1965: Sur quelques Soricidés (Insectivores) miocènes de Sansan (Gers). – C. R. Sommaire des séances de la Soc. géol. de France, Fasc. 7.

Baudelot, S. & de Bonis, L., 1966: Nouveaux Gliridés de l'Aquitanien du bassin d'Aquitaine. – C. R. Sommaire des séances de la Soc. géol. de France, Fasc. 9.

Baumberger, E., 1927: Die Fauna der Silvanaschichten im Tafeljura der Kantone Baselland und Solothurn. – Verh. der Naturf. Ges. Basel, Band XXXVIII.

Black, C. C., 1961: Fossil Mammals from Montana. – Ann. of Carnegie Mus., vol. 36.

Black, C. C., 1965: New Species of Heteroxerus in the French Tertiary. – Verh. der Naturf. Ges. Basel.

Black, C. C., 1966: Tertiary Sciuridae from Bavaria. – Mitt. Bayer. Staatssamml., Paläont. hist. Geol. 6.

Bruijn, H. de, 1965: Miocene Gliridae, Sciuridae and Eomyidae from Calatayud and their bearing on the biostratigraphy of the area. Proefschrift, Utrecht.

Bruijn, H. de, 1966: Some new Miocene Gliridae from the Calatayud Area I. – Konikl. Nederl. Akad. van Wetensch. Amsterdam, Proceedings, Series B, 69, No. 1.

Bruijn, H. de, 1966: On the Mammalian Fauna of the Hipparion-Beds in the Calatayud-Teruel Basin II. a Part. II. Gliridae. – Konikl. Nederl. Akad. van Wetensch., Amsterdam, Proceedings, Series B, 69, No. 3.

Bruijn, H. de & Mein, P., 1968: On the Mammalian Fauna of the Hipparion-Beds in the Calatayud-Teruel Basin. Part. V. The Sciurinae. Konikl. Nederl. Akad. van Wetensch., Amsterdam, Proceedings, Series B, 71, No. 1.

Dehm, R., 1950: Die Nagetiere aus dem Mittel-Miozän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – N. Jb. Miner. etc., Abh. Abt. B, Bd. 91.

Dehm, R., 1955: Die Säugetierfaunen in der Obern Susswassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. – Erläut. Geol. Übersichtsk. der Suddeutsch. Molasse. Bayer. Geol. Landesamt München.

Depéret, Ch., 1887: Recherches sur la succession des Faunes de Vertèbres miocènes de la vallée du Rhône. – Arch. du Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, Tome 4.

Depéret, Ch., 1892: La Faune de Mammifères miocènes de La Grive-St-Alban. – Arch. du Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, Tome 5.

Doben-Florin, U., 1964: Die Spitzmäuse aus dem Alt-Burdigalium von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. – Bayer. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Klasse, Neue Folge, Heft 117.

Fahlbusch, V., 1964: Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süsswasser-Molasse Bayerns. – Bayer. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Klasse, Neue Folge, Heft 118.

Fahlbusch, V., 1966: Cricetidae (Rodentia, Mammalia) aus der mittelmiocänen Spaltenfüllung Erkertshofen bei Eichstätt. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 6.

Fahlbusch, V., 1967: Die Beziehungen zwischen einigen Cricetiden (Mamm., Rodentia) des nordamerikanischen und europäischen Jungtertiärs. – Paläontol. Z., 41, 3/4.

Fahlbusch, V., 1968: Neue Eomyidae aus einer aquitanen Spaltenfüllung von Weissenburg in Bayern. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 8.

Fahlbusch, V., 1969: Pliozäne und pleistozäne Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen. – Acta Zoologica Cracoviensia, T. XIV, No. 5.

FEJFAR, O., 1966: Die plio-pleistozänen Wirbeltierfaunen von Hajnáčka und Ivanovce (Slovakei, CSSR). V. Allosorex stenodus n. g. n. sp. aus Ivanoce A. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 123, 3.

FILHOL, H., 1890: Études sur les Mammifères fossiles de Sansan. – Bibl. de l'école des hautes études, Sect. des sc. nat., T. XXXVII, Art. 1.

FRAAS, O., 1870: Die Fauna von Steinheim. – Stuttgart 1870.

FRAAS, O., 1885: Beiträge zur Fauna von Steinheim. – Jahreshefte d. Ver. für vaterl. Naturk. in Württemberg, Vol. 41.

FREUDENBERG, H., 1941: Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. – Palaeontographica, Bd. XCII, Abt. A.

FREUDENTHAL, M., 1963: Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. – Beaufortia, Zool. Mus. Amsterdam, No. 119, vol. 10.

FREUDENTHAL, M., 1965: Betrachtungen über die Gattung Cricetodon. – Konikl. Nederl. Akad. van Wetensch., Proceedings, Series B, 68, No. 5.

FREUDENTHAL, M., 1966: On the Mammalian Fauna of the Hipparion-Beds in the Calatayud-Teruel Basin. Part. I. The Genera Cricetodon and Ruscinomys (Rodentia). – Konikl. Nederl. Akad. van Wetensch., Proceedings, Series B, 69, No. 2.

FREUDENTHAL, M., 1967: On the Mammalian Fauna of the Hipparion-Beds in the Calatayud-Teruel Basin. Part. III. Democricetodon and Rotundomys (Rodentia). – 70, No. 3.

FREUDENTHAL, M., 1968: On the Mammalian Fauna of the Hipparion-Beds in the Calatayud-Teruel Basin. Part. IV. Genus Megacricetodon. – 71, No. 1.

GAILLARD, C., 1899: Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-St-Alban. – Arch. Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, Tome VII.

GAILLARD, C., 1915: Nouveau genre de Musaraignes dans les dépôts miocènes de La Grive–St-Alban (Isère). – Ann. de la Soc. Linnéenne de Lyon, Tome LXII.

GAILLARD, C., 1929: Nouveaux mammifères dans les dépôts miocènes de La Grive–St-Alban (Isère). – Bull. de la Soc. des Naturalistes et des Archéologes de l'Ain, No. 43.

GINSBURG, L., 1961: La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). – Mém. Mus. Hist. nat., Nouv. sér., sér. C, Tome IX.

GINSBURG, L., 1963: Les mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIXme siècle. – Bull. de la Soc. géol. de France, 7me série, T. V.

GINSBURG, L. & HEINTZ, E., 1966: Sur les affinités du genre «Palaeomeryx» (Ruminant du Miocène européen). – C. R. Acad. Sc. Paris, T. 262.

GSELL, F., 1968: Geologie des Falten- und Tafeljuras zwischen Aare und Wittnau und Betrachtungen zur Tektonik des Ostjuras zwischen dem Unteren Hauenstein im W und der Aare im E. – Zürich 1968.

HARTENBERGER, J.-L., 1965: Les Cricetidae (Rodentia) de Can Llobateres (Néogène d'Espagne). – Bull. de la Soc. géol. de France, 7me série, T. VII.

HARTENBERGER, J.-L., 1966: Les Rongeurs du Vallésien de Can Llobateres, Gliridae et Eomyidae. – Bull. de la Soc. géol. de France, 7me série, T. VIII.

HELBING, H., 1928: Carnivoren aus der miocänen Molasse der Schweiz. – Eclogae geologicae Helvetiae, Bd. 21, No. 1.

HELBING, H., 1936: Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. A. Mustelidae. – Palaeontographica, Suppl.-Bd. VIII.

HELBING, H., 1937: Zur odontologischen Charakteristik des Genus Pseudarctos Schlosser. – Verh. der Naturf. Ges. Basel, Bd. XLVIII.

HELLER, F., 1936: Eine oberpliozäne Wirbeltierfauna aus Rheinhessen. – N. Jb. für Mineral. etc., Beil.-Bd. 76, Abt. B.

HOFMANN, A., 1887: Über einige Säugetierreste aus der Braunkohle von Voitsberg und Steieregg bei Wies, Steiermark. – Jb. der k. k. geol. Reichsanst., 37. Bd., 2. Heft.

Hofmann, A., 1888: Beiträge zur Säugethierfauna der Braunkohle des Labitschberges bei Gamlitz in Steiermark. – Jb. der k. k. geol. Reichsanst., 38. Bd., 4. Heft.

Hofmann, A., 1892: Beiträge zur miozänen Säugethierfauna der Steiermark. – Jb. der k. k. geol. Reichsanst., 42.

Hofmann, A., 1893: Die Fauna von Göriach. – Abh. der k. k. geol. Reichsanst., Bd. XV, Heft 6.

Hugueney, M. & Mein, P., 1965: Lagomorphes et Rongeurs du Néogène de Lissieu (Rhône). – Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon, N. S., No. 12.

Hugueney, M. & Mein, M., 1968: Les Eomyidés néogènes de la région lyonnaise. – Geobios Fac. Sci., Lyon, No. 1.

Hünermann, K. A., 1968: Die Suidae (Mamm., Artiodactyla) aus den Dinotheriensanden (Unterpliozän-Pont) Rheinhessens (Südwestdeutschland). – Schweiz. Paläontol. Abh., Vol. 86.

Hünermann, K. A., 1969: Über den Leitwert der Suidae im europäischen Neogen. – Eclogae geol. Helv., Vol. 62, 2.

Hürzeler, J., 1939: Säugetierfaunulae aus dem oberen Vindobonien der Nordwest-Schweiz. – Eclogae geol. Helv., 32, 2.

Hürzeler, J., 1944: Beiträge zur Kenntnis der Dimylidae. – Schweiz. Palaeont. Abh., Bd. 65.

Hürzeler, J., 1962: Kann die biologische Evolution, wie sie sich in der Vergangenheit abgespielt hat, exakt erfasst werden? – Studien u. Berichte der kath. Akademie in Bayern, Heft 16.

James, G. T., 1963: Paleontology and Nonmarine Stratigraphy of the Cuyama Valley Badlands, California. Chiroptera, Insectivora and Rodents. – Univ. of Calif. Press Berkley and Los Angeles.

Janossy, D., 1969: A new Eomyid (Rodentia, Mammalia) from the Lowest Pleistocene of Hungary. – Őslénytani vitak, Magyarhoni Földtani Tarsulat 13. füzet.

Kormos, Th., 1913: Sciurus gibberosus Hofm. im Miozän Ungarns. – Földtani Közlöny XLIII. Bd.

Kowalski, K., 1963: The Pliocene and Pleistocene Gliridae from Poland. – Acta Zool. Cracoviensia, Tome VIII, Nr. 14.

Kowalski, K., 1967: Rodents from the Miocene of Opole. – Acta Zool. Cracoviensia, Tome XII, No. 1.

Kretzoi, M., 1943: Ein neuer Muscardinide aus dem ungarischen Miozän. – Földtani Közlöny LXXIII. 1–3 sz. bol.

Kretzoi, M., 1959: Insectivoren, Nagetiere und Lagomorpha der jüngst pliozänen Fauna von Csarnota im Villanyer Gebirge (Südungarn). – Vert. Hung., Mus. Hist.-Nat. Hung., Tome I, 2.

Kretzoi, M., 1959: Fauna und Faunenhorizont von Csarnota. Földt. Int., 1959.

Kuss, S. E., 1965: Revision der europäischen Amphicyoninae (Canidae, Carnivora, Mamm.) ausschliesslich der vorstampischen Formen. – S. ber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., Jg. 1965, 1. Abh.

Lambrecht, K., 1964: Handbuch der Palaeornithologie. – Amsterdam.

Lartet, E., 1851: Notice sur la colline de Sansan. – Annuaire du Département du Gers 1851. Auch.

Leche, W., 1901: Über den miocänen Insectivoren Galerix exilis. – Zool. Anz. Bd., XXV, No. 659.

Major, F., 1893: On some Miocene squirrels, with remarks on the dentition and classification of the Sciurinae. – Proc. Zool. Soc. Lond.

Major, F., 1899: On fossil and recent Lagomorpha. – Transact. of the Linnean Soc. of London, 2nd ser. Zoology, Vol. VII, Part. 9.

Major, F., 1899: Fossil Dormice. – Geol. Mag. N. S. Decade IV, Vol. VI.

Mawby, J. E., 1960: A new american occurrence of Heterosorex Gaillard. Journ. of Pal., Vol. 34, No. 5.

Mein, P., 1958: Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. Nouv. Arch. du Mus. d'hist. Nat. de Lyon, Fasc. V.

Mein, P., 1970: Les Sciuroptères (Mamm., Rod.) néogènes d'Europe occidentale. Geobios, Vol. 3, Fasc. 3.

Müller, A., 1967: Die Geschichte der Familie der Dimylidae auf Grund der Funde aus tertiaren Spaltenfullungen Suddeutschlands. Bayer. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Klasse, Abh., Neue Folge, Heft 129.

Repenning, Ch. A., 1967: Subfamilies and Genera of the Soricidae. - Geol. Survey, Prof. Paper 565.

Revilliod, P., 1919: Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires. 2. partie. – Mém. de la Soc. Paléont. Suisse, Vol. XLIV.

Roger, O., 1885: Kleine palaeontologische Mitteilungen. 28. Ber. des Nat. hist. Vereins in Augsburg.

Schaub, S., 1925: Die hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs. Abh. der Schweiz. Pal. Ges., Bd. XLV (1921–1925).

Schaub, S., 1947: Los Cricetodontidos del Valles-Panades. Estudios geologicos, No. 6. Madrid.

Schaub, S. & Zapfe, H., 1953: Die Fauna der miocaenen Spaltenfullung von Neudorf a. d. March. Simplicidentata. – Sitzungsber. der Österr. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Kl., Abt. I, 162. Bd., 3. Heft.

Schlosser, M., 1884: Die Nager des europäischen Tertiärs. Palaeontographica. XXXI. Bd.

Schlosser, M., 1887–88: Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodontier und Carnivoren des europäischen Tertiärs. – Wien.

Schlosser, M., 1899: Über die Baren und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. – Palaeontographica, XLVI. Bd.

Schreuder, A., 1940: A Revision of the fossil Water-Moles (Desmaninae). – Arch. Néerl. de Zool., T. IV, 2me et 3me livraison.

Seemann, I., 1938: Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiocaenen Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg. Palaeontographica, Bd. LXXXIX, Abt. A.

Shotwell, J. A., 1956: Hemphillian mammalian assemblage from Northeastern, Oregon. – Bull. of the geol. Soc. of America, Vol. 67.

Simpson, G. G., 1945: The Principles of Classification and a Classification of Mammals – Bull. of the Amer. Mus. of Nat., Hist. Vol. 85.

Stehlin, H. G., 1899–1900: Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. der Schweiz. Paläont. Ges., Vol. XXVI u. XXVII.

Stehlin, H. G., 1914: Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. Verh. der Naturf. Ges. Basel, Bd. XXV.

Stehlin, H. G., 1917: Miocäne Säugetierreste aus der Gegend von Elm (Prov. Hessen). – Verh. der Naturf. Ges. Basel, Bd. XXVIII, 2. Teil.

Stehlin, H. G., 1928: Bemerkungen uber die Hirsche von Steinheim am Aalbuch. - Eclogae geol. Helv., Bd. 21, No. 1.

Stehlin, H. G., 1934: Über das Milchgebiss der europäischen Schlafmäuse. Verh. der Naturf. Ges. Basel, Bd. XLV.

Stehlin, H. G., 1940: Zur Stammesgeschichte der Soriciden. Eclogae geol. Helv. Vol. 33, No. 2.

Stehlin, H. G. & Helbing, H., 1925: Catalogue des Ossements de Mammifères Tertiaires de la Collection Bourgeois. – Bu.l. No. 18 de la Soc. d'Hist. nat. et d'Anthrop. de Loir-et-Cher.

Stehlin, H. G. & Schaub, S., 1951: Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. – Schweiz. Paläontol. Abh., Bd. 67.

Stirton, R. A., 1935: A review of the Tertiary beavers. – Univ. of Calif. Press Berkeley Calif., Vol. 23, No. 13.

Stromer, E., 1928: Wirbeltiere im obermiocaenen Flinz Münchens. – Abh. der Bayer. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Abt., XXXII. Bd., 1. Abh.

Stromer, E., 1940: Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweisssandes von München. Nachträge und Berichtigungen. – Abh. der Bayer. Akad. der Wissensch., Math.-Naturw. Abt., Neue Folge, Heft 48.

Stumm, F., 1964: Das Tertiär des Basler Tafeljura. Mit besonderer Berücksichtigung der miocaenen Ablagerungen. – Verh. der Naturf. Ges. Basel, 75. Bd., No. 2.

Sulimski, A., 1959: Pliocene insectivores from Węże. – Acta Palaeont. Polonica, Vol. IV, No. 2.

Sulimski, A., 1964: Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Weze 1 (Poland). Part. XIX. – Acta Palaeont. Polonica, Vol. IX.

Thaler, L., 1965: Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. – C. R. Somm. des séances de la Soc. géol. de France. Fasc. 4.

Thaler, L., 1966: Mém. du Mus. nat. d'Hist. nat., Nouv. série, Série C. Tome XVII.

Thenius, E., 1949: Zur Revision der Insektivoren des steirischen Tertiärs. – Sitzungsber. der Österr. Akad. der W., Math.-naturw. Kl., Abt. I, 158. Bd., 9. Heft.

Thenius, E., 1951: Über das Vorkommen von Trimylus Schlosseri (Soricidae, Mammal.) im Pannon des Wiener Beckens. – Anz. der math.-naturw. Kl. der Österr. Akad. der W., Jahrg. 1951, No. 11.

Thenius, E., 1952: Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSR). – N. Jb. Geol. und Paläont., Abh. 96, 1.

Thenius, E., 1956: Die Suiden und Tayassuiden des Steirischen Tertiärs. – Sitzungsber. der Österr. Akad. der W., Math.-Naturw. Kl., Abt. I, 165. Bd., 4. und 5. Heft.

Tobien, H., 1963: Zur Gebiss-Entwicklung tertiärer Lagomorphen (Mamm.) Europas. – Notizbl. des Hess. Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden, Bd. 91.

Tobien, H., 1968: Typen und Genese tertiärer Säugerlagerstätten. – Eclogae geol. Helv., Vol. 61, No. 2.

Villalta, J. F. & Crusafont, M., 1944: Nuevos insectivoros del Mioceno continental del Valles-Panades. – Notas y Com. del Instit. geol. y minero de Espana, No. 12.

Viret, J., 1931: Découverte de Metacordylodon Schlosseri à La Grive-St-Alban. – Bull. de la Soc. d'Hist. nat. de Toulouse, T. LXI, 2me trimestre.

Viret, J., 1938: Etude sur quelques Erinacéidés fossiles spécialement sur le genre Palaerinaceus. Trav. du Lab. de Géol. de la Fac. des Sc. de Lyon, Fasc. XXXIV, Mém. 28.

Viret, J., 1940: Etude sur quelques Erinacéidés fossiles (suite), genres Plesiosorex, Lanthanotherium. – Trav. du Lab. de Géol. de la Fac. des Sc. de Lyon, Fasc. XXXIX, Mém. 28.

Viret, J., 1947: Nouvelles observations sur le genre Necrogymnurus Filhol. – Ecl. geol. Helv., Vol 40, No. 2.

Viret, J., 1951: Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive-St-Alban (Isère). Nouv. Arch. du Mus. d'hist. nat. de Lyon, Fasc. III, prem. partie.

Viret, J. & Schaub, S., 1940: Le genre Anomalomys, rongeur néogène et sa répartition stratigraphique. C. R. de la Soc. paléont. Suisse, 25me ass., Eclogae geol. Helv., Vol. 39, No. 2.

Viret, J. & Zapfe, H., 1951: Sur quelques Soricides miocènes. Eclogae geol. Helv., Vol. 44, No. 2.

Vollmayr, Th., 1966: Oberoligozäne Gliridae aus der süddeutschen Faltenmolasse. – Mitt. Bayer. Staatssamml., Paläont. hist. Geol., 6.

Waibel, A., 1961: Süsswasserkalk von Anwil. In: Lexique stratigraphique international. Vol. I. Europe, Fasc. 7, Suisse, 7a, Juragebirge u. Rheintalgraben. Paris.
Wegner, R. N., 1913: Tertiär und umgelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien). Palaeontographica, LX. Bd.
Westphal, F., 1967: Eine Fledermaus (Tadarida, Chiroptera) aus dem Obermiozän des Randecker Maars (Schwäb. Alb). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1967, 9.
Wilson, R. W., 1960: Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. – Univ. of Kansas Paleontol. Contrib. Vertebrata, Art. 7.
Zapfe, H., 1950: Die Fauna der miocänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). Carnivora. S. B. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw., Kl. 159.
Zapfe, H., 1950: Die Fauna der miocänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). Chiroptera. – S. B. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I, 159. Bd., 1.–5. Heft.
Zapfe, H., 1951: Die Fauna der miocänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). Insectivora. – S. B. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I, 160. Bd., 5. Heft.
Zdarsky, A., 1909: Die miocäne Säugetierfauna von Loeben. – Jb. der k. k. Geol. Reichsanst., Bd. 59, 2. Heft.

Inhaltsverzeichnis

Seite

Vorwort 37
Einleitung
A) Historisches 39
B) Technisches 41
C) Die topographische Lage der Fundstelle 42

I. Systematischer Teil

Ordnung: Insectivora 44
Fam. Erinaceidae 44
Fam. Metacodontidae 54
Fam. Soricidae 61
Fam. Dimylidae 95
Fam. Talpidae 106
Ordnung: Chiroptera 121
Fam. Vespertilionidae 121
Fam. Molossidae 132
Fam. Megadermatidae? 146
Ordnung: Fissipedia 147
Fam. Mustelidae 147
Fam. Viverridae 150
Fam. Ursidae 154
Fam. indet. 159
Ordnung: Rodentia 161
Fam. Sciuridae 161
Fam. Castoridae 181
Fam. Eomyidae 183
Fam. Gliridae 200
Fam. Cricetidae 239
Ordnung: Lagomorpha 305
Fam. Ochotonidae 305
Ordnung: Perissodactyla 316
Fam. Equidae 316
Fam. Rhinocerotidae 316
Ordnung: Artiodactyla 318
Fam. Suidae 318
Fam. Tayassuidae 322
Fam. Cervidae 326
Fam. Palaeomerycidae 329
Fam. Tragulidae 330
Fam. Bovidae 330

II. Allgemeiner Teil

1. Faunenliste 332
2. Das Alter der Anwiler Säugetierfauna 335
Altersvergleich mit den Faunen von
a) Sansan 335
b) La Grive 338
c) Giggenhausen (Bayern) 340
d) Oppeln 341

3. Das Alter der Anwiler Säugerfauna im Vergleich zu anderen Faunen der oberen Süsswassermolasse der Schweiz 343
a) Rümikon (ZH) 343
b) Schwamendingen (ZH) 344
c) Zeglingen (BL) 344
d) Vermes (BE) 344
4. Über die Ökologie und die möglichen Ursachen der Fossilanreicherung . 345
5. Die geologische Situation 349
6. Die Bedeutung der Anwiler Säugetierfauna 350
7. a) Zusammenfassung 351
b) Résumé 353
c) Summary 354
8. Literaturverzeichnis 356

Anhang: Falttafeln

Curriculum vitae

Am 14. August 1942 wurde ich, Burkart Heinrich Engesser, Bürger von Basel, als Sohn des Heinrich Engesser, Prokurist, und der Anna geb. Müller in Basel geboren.

Daselbst absolvierte ich auch die Primar- und Realschule und trat im Frühjahr 1957 in die dritte Klasse des Humanistischen Gymnasiums über. Ab Herbst 1961 bereitete ich mich am Institut Athenaeum auf die eidgenössische Maturitätsprüfung (Typus A) vor, welche ich im Herbst 1963 bestand.

Seit dem Wintersemester 1963 studiere ich an der Universität Basel Zoologie; als Nebenfächer hatte ich Botanik, Geologie/Paläontologie und Anatomie gewählt. Ich besuchte die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren und Dozenten: Dolinar, Fioroni, Gantner, Geiger-Huber, Geigy, Hochstetter, Hottinger, Hürzeler, Laubscher, Ludwig, Muschg, Nüesch, Portmann, Reichel, Reinhardt, Salmony, Schaub, Schenk, Stingelin, Vonderschmitt, Wiesmann, Wolf-Heidegger und Zoller. Seit dem Wintersemester 1967 beschäftigte ich mich unter der Leitung von Herrn Dr. Joh. Hürzeler mit der vorliegenden Dissertation. Im Frühjahr 1970 wurde ich am Naturhistorischen Museum Basel als Assistent halbtags angestellt.